

Betydningen av oppvekstforhold og
kondisjon på sang hos ettårige blåmeis
(*Cyanistes caeruleus*)

Jeanette Heimvåg

Masteroppgave, 2010

CEES



Center of ecological and evolutionary synthesis
Biologisk institutt
Universitetet i Oslo, Norge

Sammendrag

Fuglesang er gjentatte ganger blitt vist å være et seksuelt selektert trekk som kan reflektere aspekter av hannlig kvalitet. Lærte sangtrekk, som for eksempel repertoarstørrelse, er foreslått å ha kostnader knyttet til oppvekst. Ernæringsstresshypotesen, formulert av Nowicki et al., 1998, og senere utvidet til en mer generell utviklingsstresshypotese av Buchanen et al., 2003, er basert på funnet av at hjernestrukturer som underligger sanglæring i sangfugler hovedsakelig utvikles de første månedene etter klekking; en periode når ungene er mest sannsynlig å oppleve stress, som kan ha store og varige effekter på uttrykkningen av sangatferd. Flere har testet effekten av utviklingsstress på sang hos ulike arter, men resultatene har vært blandet. Her tester jeg, i et korrelasjonsstudie på blåmeis i felt, effekten av oppvekstforhold (kullstørrelse og klekkedato) og kondisjon ved oppvekst på flere sangtrekk. Jeg tester også effekten av kondisjon senere i livet på sang, da det flere ganger er vist at sangytelse påvirkes av nåværende kondisjon og har åpenbare kostnader knyttet til sangproduksjon. I motsetning til det som var forventet, ble det ble ikke funnet noen effekt av verken oppvekstforhold, kondisjon under oppvekst eller kondisjon senere i livet på repertoarstørrelse. Imidlertid ble det for sangytelse funnet indikasjoner på en sammenheng med oppvekstforhold og kondisjon ved oppvekst. Dette antyder at sangytelse kan være avhengig av kondisjon under selve oppveksten hos blåmeis. Disse resultatene gir en viss støtte for utviklingsstresshypotesen, men blandt annet grunnet liten utvalgsstørrelse, er det ikke mulig å trekke klare konklusjoner.

Abstract

Bird song has multiple times been shown to be a sexually selected trait and may reflect aspects of male quality. Learned song traits, like for instance repertoire size, have been suggested to have costs related to early development. The nutritional stress hypothesis, proposed by Nowicki et al., 1998, and later expanded to a more general developmental stress hypothesis by Buchanan et al., 2003, is based on the finding that brain structures underlying song learning in song birds mainly develop during the first months after hatching; a period when the young is most likely to be exposed to stress that may have huge and lasting effects on adult song expression. Multiple studies have tested the effect of early developmental stress on song in various species, with mixed results. In this study I test, in a correlation study on blue tit in the field, the effects of developmental environment (brood size and hatching date) and rearing condition on various song traits. I also investigate the effects of condition later in life on song as it has been shown in various studies that song output is likely to be affected by present condition and have costs related to song production. In contradiction to what was expected, no effect of rearing condition, rearing environment or later condition on repertoire size was found. What I did find was an indication that rearing condition and rearing environment had effects on the song output of the males. This suggests that song output depends on the environment and condition during early development in blue tits. These results therefore give some support to the developmental stress hypothesis, but the low sample size in this study, among other things, makes it impossible to draw any clear conclusions.

Forord

Først og fremst vil jeg gi en stor takk til min hovedveileder Tore Slagsvold og medveileder Helene Lampe for fantastisk hjelp gjennom hele prosessen med masteroppgaven. Helene, takk for all hjelp med sang- og dataanalyser, og for deling av kunnskap om fuglesang og tipsing om oppgaveskriving. Tore, takk for all hjelp under feltarbeidet, og spesielt din tolmodighet i den mest intense perioden under sangopptakene. Takk for all hjelpen med oppgaveskriving, gjennomlesing, dine ideer til oppgaven og ikke minst svaring på mine uendelig mange spørsmål.

Tusen takk til Charlotte Eriksen for samarbeidet og vennskapet gjennom begge disse to årene som masterstudiet har vart. Du har vært til enormt god hjelp og støtte, og jeg hadde sannsynligvis aldri kommet meg igjennom dette uten deg.

Jeg vil også gi en stor takk til alle som var med i felt: Ane, Rosa, Tonje, Anders og Honza, for alt arbeidet dere gjorde og for all hjelpen underveis. Jeg vil spesielt takke for Ane Eriksen som alltid var like blid og hjelpsom og som gav hjelp med både sangopptak, kikkerttrening, blodprøvetakning, ellers alt annet som hadde med feltarbeid å gjøre og sanganalyser. Jeg vil også takke Rosa for fantastisk hjelp i både felt og med fargeanalyser, uten denne hjelpen hadde ikke bruk av fjærfarge vært gjennomførbart i dette studiet. Når det gjelder fargeanalyser ønsker jeg også å takke Arild Johnsen som gav av sin tid til å gi mer hjelp med fargeanalyser da Rosa ikke var tilgjengelig og jeg stod helt fast.

Til slutt vil jeg takke min beste venn og kjæreste Mats André Løvik Ellefsen. Uten din støtte hadde nok veien gjennom oppgaven blitt veldig lang. Takk for at du alltid klarer å holde humøret mitt oppe, er tolmodig og hjelper meg å koble av fra tanker om masteroppgaven innimellom.

Jeanette

Enebakk, 30.mai.2010

Innholdsfortegnelse

Sammendrag.....	2
Abstract	3
Forord	4
Innledning.....	7
Materialer og metoder	13
Studieart	13
Studieobjekter og område.....	14
Feltarbeid.....	14
Mål	18
Dataanalyser	21
Resultater.....	26
Variable med eventuell påvirkning på dawnsang	26
Oppvekstvariable vår 08.....	27
Variable for kondisjon senere i livet høst 08 og vår 09	30
Diskusjon.....	32
Repertoarstørrelse.....	32
Sangytelse og videre diskusjon	37
Mulig påvirkende faktorer i studiet.....	44
Konklusjon	46
Litteraturliste	47
Vedlegg	57
Vedlegg A	57
Vedlegg B.....	58
Vedlegg C.....	59
Vedlegg D	60
Vedlegg E.....	61
Vedlegg F	62
Vedlegg G	63
Vedlegg H	64
Vedlegg I.....	65
Vedlegg J.....	65

Vedlegg K	66
-----------------	----

Innledning

Fuglesang har vært hovedfokus i en enorm mengde atferdsstudier gjennom de siste tiårene. Spørsmålet er hvorfor fugler synger slik de gjør og hvordan sangen har evolvert. Gjennom de mange studiene har man funnet at sang har to hovedfunksjoner. Hanner hos sangfugler synger hovedsakelig for å avskrekke rivaler og for å tiltrekke seg hunner. Dette har ført til hypotesen om at den evolusjonære drivkraften bak hannens påfallende sang er seksuell seleksjon. Det er velkjent at hunnfugler ofte baserer makevalget sitt på flere ulike sangtrekk hos hannene (Catchpole og Slater, 2008). To velkjente slike sangtrekk er sangytelse og sangkompleksitet (Searcy and Yasukawa, 1996). Sangytelse defineres som mengden sang hannen synger, som kan økes gjennom økt sangrate eller økt sanglengde. Sangkompleksitet defineres hovedsakelig som repertoarstørrelsen til hannen, som kan måles som antall sangtyper eller stavelsestyper en hann kan synge (Nowicki et al., 2002; Nowicki og Searcy, 2005).

Preferansene hunnene viser for ulike sangtrekk kan evolvere dersom hunnene får en fordel ved å pare seg hanner som har disse trekkene (Kirkpatrick og Ryan, 1991; Andersson 1994). Disse fordelene kan enten være direkte eller indirekte. De er direkte når valget påvirker hunnens overlevelse eller fekunditet direkte. Dette kan for eksempel dreie seg om et territorie av høy kvalitet eller god foreldreomsorg fra en sterk hann. Indirekte fordeler påvirker fitness til hunnens avkom. Dette er genetiske fordeler hun kan få ved å velge en hann av god kvalitet, for eksempel gode gener for overlevelse, reproduksjon og sykdomsresistens til avkommet (Kirkpatrick og Ryan, 1991; Searcy og Yasukawa, 1996). For at hunnen skal få fordeler av å velge en hann med visse sangtrekk må imidlertid de sangtrekkene hunnen bruker i sitt valg indikere noe om hannens kvalitet, som kondisjon og overlevelse (Nowicki og Searcy, 2005). Flere studier viser en korrelasjon mellom ulike sangtrekk hos hannen og territorie eller hannlig kvalitet (Catchpole and Slater, 2008).

Sang kan altså være en indikator på hannens kvalitet bare hvis ærligheten til sangsignalet er sikret slik at juks er umulig. Handicappprinsippet kommer med en løsning på hvordan denne ærligheten kan vedlikeholdes (Zahavi 1975; Grafen 1990). Ifølge handicappprinsippet må det være en kostnad ved signalet som gjør at svakere lavkvalitetshanner hindres i å jukse fordi de ikke har råd til å betale de større kostnadene ved signalet. Dermed kan bare individer av høy kvalitet uttrykke signalet (Nowicki og Searcy, 2005).

Kostnadene forbundet med sangytelse er ganske åpenbare, ved å øke sangraten eller sanglengden vil det koste mer å synge i form av metabolske kostnader og tid. Selv om det er

diskuterbart hvor høye de metabolske kostnadene forbundet med sangproduksjon egentlig er (Oberweger og Goller, 2001), vil det likevel koste mye tid. Denne tiden kan ikke brukes på viktige gjøremål som furasjering og predatorspeiding (Nowicki og Searcy, 2004; Møller et al., 1998). En hann som er effektiv til å furasjere eller har et territorie med mye mat kan bruke mer tid på å synge. Sangrate kan dermed si noe om en hanns kondisjon og territoriekvalitet (Reid 1987; Nowicki og Searcy, 2005, 2004).

Kostnadene ved økt sangkompleksitet, slik som repertoarstørrelse, er derimot vanskeligere å tenke seg (Catchpole og Slater, 2008; Nowicki et al., 2000, 2002; Nowicki og Searcy, 2004; Ward et al., 2004). Nowicki et al., 1998 foreslo imidlertid en hypotese om at kostnaden ved slike lærte trekk betales under utviklingen og ikke under selve sangproduksjonen. I reirperioden gjennomgår ungfuglen rask utvikling av sin generelle fenotype, dette inkluderer også utvikling av et veldig komplekst system av sammenkoblede hjernestrukturer som er avgjørende for normal sangproduksjon- og læring. Eksempler på to spesielt viktige hjernestrukturer er RA (eng: the robust nucleus of Archistratium) og HVC (eng: High Vocal Centre) (Brenowitz et al., 1997; Nottebohm, 1981; Buchanan et al., 2003; Nowicki et al., 1998, 2002). I reirperioden er ungen samtidig med utviklingen svært sårbar for næringsstress fordi den er avhengig av foreldrenes evne til å mate dem og fordi de selv er dårlige til å furasjere. Siden både sangsystem og resten fenotypen utvikles samtidig vil fuglen måtte gjøre avveininger i forhold til hvilke aspekter av fenotypen som skal prioriteres (Nowicki et al., 1998, 2000, 2002; Nowicki og Searcy 2005). Man antar at den vil investere mest i det som påvirker overlevelse (Andersson 1986) og nedprioritere mindre viktige ting, som sangsystemet, ved stress. Denne medfølgende underutviklingen av sangsenteret vil ifølge Nowicki et al., 1998 gi varige effekter på den voksne fuglens sanglæring og sangproduksjon (Nowicki et al., 1998, 2002). Hannens sang som voksen vil derfor indikere hannens oppvekstforhold (Nowicki og Searcy, 2005). Hanner av høy kvalitet, altså hanner som har god evne til å kompensere for stress under oppvekst, kan imidlertid motvirke stressets påvirkning på sangutviklingen til en viss grad (Catchpole og Slater, 2008).

Buchanan et al., 2003 kom senere med et forslag om at andre omgivelsesstress kan påvirke fuglens utvikling på samme måte som næringsstress. Han mente at næringsstresshypotesen burde utvides til en mer generell utviklingsstress hypotese. Hvis fuglen stresses under oppvekst, for eksempel av parasitter eller lave temperaturer, kan det føre til at den må bruke ressurser på å bekjempe stresset istedet for å bruke det på utviklingen (Buchanan et al., 2003; Nowicki og Searcy, 2005).

Mange studier har testet utviklingsstress hypotesen selv om ulike studier har fokusert på ulike grunnleggende prediksjoner. Først og fremst bør stress i den kritiske perioden føre til varige effekter på utviklingen av sangsenteret i hjernen, som igjen bør påvirke sangen som voksen (Nowicki et al., 1998, 2002; Nowicki og Searcy, 2005). Denne prediksjonen er mye studert og det er funnet en god del støtte. Sang har i flere studier vist seg å påvirkes av hjernestrukturenes utvikling og størrelse. Blandt annet har størrelsen på HVC vist seg å kovariere veldig med repertoarstørrelse. Muligens gir stor HVC mulighet for lagring av flere eller mer komplekse sanger i hjernen til fuglen (se Catchpole og Slater, 2008). Det er også vist korrelasjon mellom utviklingsstress og utvikling av disse viktige hjernestrukturane (HVC og RA hovedsakelig). Hos sumpspurv (*Melospiza georgiana*) i fangenskap, fikk hanner som vokste opp med lite mat mindre HVC og RA-volum relativt til andre hjernestrukturer (Nowicki et al., 2002). En liknende effekt på HVC er funnet hos både sundaastrild (*Taeniopygia guttata*) og sangspurv (*Melospiza melodia*) (Buchanan et al., 2004; MacDonald et al. 2006). Stressede sundaastrild hadde også mindre repertoar (Buchanan et al., 2004) og hunnene foretrakk ustressede hanner (Spencer et al., 2005b). Andre stressfaktorer, som for eksempel sykdom, har også vist seg å påvirke både hjerne og sang hos kanarifugl (*Serinus canaria*). Kanarifuglhanner infisert med malaria (*Plasmodium relictum*) som unge, i fangenskap, utviklet enklere sanger og fikk redusert HVC-volum (Spencer et al. 2005a).

En annen viktig prediksjon som er blitt testet er at utviklingsstress vil påvirke sangtrekk som foretrekkes av hunner, her er det imidlertid funnet blandete resultater. Fjærvekstrate (kondisjonsavhengig) har vist seg å korrelere positivt med repertoarstørrelsen som voksne i et observasjonsstudie på trostesangerunger (*Acrocephalus arundinaceus*) (Nowicki et al., 2000), stort repertoar er også noe hunnene foretrekker hos denne arten (Hasselquist et al., 1996, 1998). I et studie på sumpspurv i laboratorie ble det funnet at hanner som fikk mer mat lærte sanger bedre og at hjerneområdene viktige for sangproduksjon var større, noe hunner av sangspurv har vist seg å foretrekke. Sumpspurv-hannene fikk imidlertid ikke større repertoar (Nowicki et al., 2002). Andre studier har også funnet at utviklingsstress påvirker læringsnøyaktighet uten å påvirke sangtrekkene generelt (Holveck et al., 2008; Brumm et al., 2009). I et eksperimentelt studie på Stær (*Sturnus vulgaris*) ble funnet at uforutsigbar næringstilgang under oppveksten gjorde hannene større enn kontroller, men de sang likevel kortere og færre sangbolker samt brukte mindre tid på å synge. Sangbolklengde korrelerer med repertoarstørrelse hos denne arten så resultatene tilsier at både sangytelse og sangkompleksitet (indirekte), påvirkes av tidligere kondisjon (Buchanan et al., 2003). En direkte negativ påvirkning av uforutsigbar mattilgang på sangkompleksitet

(sangfraserepertoar) ble senere funnet (Spencer et al., 2004). På måkefink (*Lonchura striata*) i aviarier ble det funnet at voksen kroppsstørrelse (som korrelerte med oppvekstforhold), korrelerte med sanglengde, men ikke sangrate. Sangkompleksitet bare ble påvirket av oppvekstforhold (kullstørrelse:kjønnsratio) (Soma et al., 2006).

Sundaastrild er en art som er blitt mye studert i forbindelse med utviklingsstresshypotesen, resultatene på disse studiene har dog vært litt varierende. Det er blandt annet blitt funnet hos temmede sundaastrild at diettbegrensning og forhøyet corticosteronnivå reduserer vekstrate hos ungene, og gir dem kortere og mindre komplekse sanger (Spencer et al., 2003). På samme populasjon ble det senere vist at kun sangkompleksitet ble negativt påvirket av dette utviklingsstresset (Spencer et al., 2005b). Liknende resultater er blitt funnet på utemmet sundaastrild i fangenskap, noe som viser at sundaastrild sannsynligvis også vil vise slike effekter av utviklingsstress i felt (Zann og Cash, 2008). Læringsnøyaktighet ble derimot ikke påvirket, i motsetning til hos sumpspurv (Nowicki et al., 2002) og i et senere studie på sundaastrild (Brumm et al., 2009). Hanner som kommer fra store kull (stress) har også vist seg å lære sanger dårligere sammenliknet med de fra små kull uten at sangkvalitet ble påvirket (Holveck et al., 2008). Andre studier på denne arten har heller ikke funnet noen sammenheng mellom utviklingsnæringsstress og sangytelse (Brumm et al., 2009; Gil et al., 2006). Noen har indikert at sundaastrild er i stand til å kompensere for dårlige oppvekstforhold uten å måtte gjøre tydelige livshistorieavveiiinger (Naguib et al., 2008; Bolund et al., 2010).

En siste prediksjon sier at hanner utsatt for stress tidlig i utviklingen vil få dårligere fenotype som voksne, noe som vil være av betydning for partnerens fitness (Nowicki og Searcy, 2005). Det er få studier som har testet dette direkte, men det er blandt annet funnet at sangspurvhanner som fikk lite mat under utviklingen fikk mindre vingelengde, kroppsmasse og tarslengde, noe som ikke bedret seg som voksen (Searcy et al., 2004). Flere studier har funnet støtte for dette gjennom generell test av utviklingsstresshypotesen. Soma et al., 2006 fant for eksempel hos måkefink at kullstørrelse og kjønnsratio påvirket kroppsstørrelsen til hannene (Soma et al., 2006). Enkelte har, med dette som bakgrunn, testet hypotesen i felt ved bruk av indirekte mål på kondisjon da det antas at stress under utvikling påvirker fenotypiske trekk. Tarslengde, som kan reflektere ernæring (Searcy et al., 2004), er for eksempel funnet å korrelere positivt med både repertoarstørrelse (Doutrelant et al., 2000a) og sangytelse hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) (Poesel et al 2001), og hos trostesanger fant Nowicki et al., 2000 at stavelsesrepertoaret hos voksne hanner var positivt korrelert med ungers fjærvekst, som også påvirkes av ernæring (Nowicki et al., 2000; Searcy et al., 2004).

Generelt sett finnes det en del empirisk støtte for utviklingsstresshypotesen, selv om en del senere studier har vært negative. I dette studiet ønsker jeg å teste utviklingsstresshypotesens hovedprediksjon på blåmeis som predikerer at variasjon i kondisjon under oppvekst korrelerer med variasjon i voksne individers sangkvalitet (Nowicki et al., 2000). Jeg vil teste denne hypotesen i felt, der fuglene blir utsatt for veldig lite kunstig behandling.

Tidligere studier på blåmeis har vist at hunnens valg av sidesprangpartner avhenger av hannens sangytelse og starttidspunkt for sang ved dawn (Kempnaers et al., 1997, 1992) og at sangytelse indikerer blåmeishannens kvalitet. Hanner som synger med lengre strofer har vist seg å ha større overlevelseshastighet (Bijnens 1988) og partneren til slike hanner legger tidligere og flere egg (Poesel et al., 2001). Det er mulig hunner som parer seg med høykvalitets hanner investerer mer i reproduksjon (Slagsvold og Lifjeld, 1990). Blåmeishanner med lengre tars, som er et trekk som er veldig oppvekstsensitivt, har vist seg å ha større repertoar enn hanner med kort tars (Doutrelant et al., 2000), samt at de produserer flere avkom og overlever bedre (Kempnaers et al., 1992). Tarslengde er også knyttet til sangytelse (Poesel et al., 2001). Hos den nært beslektede kjøttmeisen (*Parus major*), foretrekker hunnene hanner med stort repertoar (Baker et al., 1986). Repertoarstørrelse og strofelengde hos denne arten er også knyttet til hannlig overlevelse og antall reproduserende avkom (McGregor et al., 1981; Lambrechts og Dhondt 1986).

For å teste prediksjonen ble flere standardmål på ungenes kondisjon under utvikling benyttet, som tidligere har vist seg å positivt korrelere med oppvekstforholdene (ytre halefjærlengde, tarslengde og vekt ved dag 15). I tillegg til dette benyttes fjærfarge, både strukturell og karotenoidbasert, som mål på kondisjon og til slutt kullstørrelse og klekkedato, som direkte mål på oppvekstforhold. I tillegg til mål for oppvekst er også mål på senere kondisjon tatt med i dette studiet da sang kan tenkes å påvirkes av dette. Mål på senere kondisjon inkluderer fjærfarge, vingelengde og vekt.

Repertoarstørrelse vil være hovedmålet på sangkvalitet i dette studiet da utviklingsstresshypotesen skal svare på hvordan lærte sangtrekk (som sangkompleksitet) kan være indikatorer på hannlig kondisjon (Nowicki et al., 1998). Dette utelukker imidlertid ikke at ikke andre sangtrekk også kan påvirkes av utviklingsstress. Jeg bruker derfor også sangytelse som mål på hannlig sangkvalitet, for ytterligere å begrunne hvordan disse kan være ærlige kvalitetsindikatorer. Kostnader ved sangytelse har tidligere vist seg å være knyttet til eksempelvis kostnad ved tidsbruk og metabolske kostnader mens de synger (Catchpole og Slater, 2008). I tråd med utviklingsstresshypotesen forventer jeg i dette studiet å finne at blåmeishanner med god kondisjon under oppveksten synger sang av bedre kvalitet som

voksne, spesielt med høyere sangkompleksitet. Repertoarstørrelse forventes å påvirkes mest av oppvekst da det ikke er forbundet noen andre kostnader til dette sangtrekket. Sangytelse forventes derimot å påvirkes mer av kondisjon senere i livet og ytre faktorer. Dette fordi disse sangytelse er har kostnader relatert til dette og ansees som et fleksibelt trekk som reflekterer nåværende kondisjon (Møller et al., 1998).

Materialer og metoder

Studieart

Generelt

Blåmeisen er en liten, (ca 12 cm og 10-12g), territoriell fugl i meisefamilien med en karakteristisk blåfarge på hodet, vingene og stjerten. I likhet med kjøttmeisen har den også gult bryst. Blåmeis er en palearktisk art og i Norge er den en lavlandsfugl som ruger over hele sørnorge og opp til nedre deler av nordtrøndelag. Den trives best i løvskog og blandingsskog og hekker som regel i fuglekasser og hule trær. En passende reieplass finner den seg gjerne i mars og begynner reirbyggingen rundt april, der mose blir benyttet som underlag og ull, hår eller fjær brukes som reirdekke. Eggleggingen begynner som oftest i slutten av april eller i begynnelsen av mai og da legges som regel 8-12 egg, ett egg pr døgn. Selv om det er sjeldent kan noen blåmeis legge et kull nummer to litt senere på sommeren hvis kull én ikke ble suksessfullt. Hunnen står for rugingen alene, noe som tar 13-16 døgn og ungene flyr ut av reiret etter 16-22 døgn. Både hunnen og hannen mater ungene og den viktigste næringskilden til ungene er proteinrike sommerfugllarver (*Lepidoptera*). Hanner av blåmeis er av og til polygyne, noe som kan gå utover matingen av ungene. De voksne fuglene finner mat i løvtrær og busker og spiser for det meste insekter og edderkopper. Sommerfugllarver er en spesielt viktig næringskilde for blåmeisen. Om vinteren danner de vinterflokker som inkluderer flere skogsfuglarter når de leter etter mat. De er for det meste stasjonære fugler men kan streife litt i vinterhalvåret (Haftorn 1971).

Vokalisering og sang

Blåmeisen, i likhet med de fleste andre sangfugler, synger for å tiltrekke hunner og for å skremme vekk rivaler (Catchpole og Slater, 2008). Den har et rikt stemmeregister og sangen er karakteristisk og varierende (Bijnens og Dhondt, 1984). Den synger mest på våren og kan begynne allerede i januar, selv om den også kan synge litt om høsten (Haftorn 1971). Den perioden hannen synger aller mest er rett før partneren legger sine første egg og frem til noen dager etter at hun har lagt alle sine egg, altså i hunnens fertile periode. I denne perioden synger han intenst en halv time – time før soloppgang, hver morgen, sammen med mange andre fugler i et kor som kalles dawnsang (Poesel 2004; Poesel et al., 2001; Catchpole og Slater, 2008). Det er i denne perioden sangopptakene er tatt i dette studiet. Hannen synger

muligens ved dawn for å vokte over sin hunn, tiltrekke seg hunner for paring utenfor parbåndet (Mace 1989; Kempenaers et al., 1997; Catchpole and Slater, 2008) eller for å forsvare territoriet sitt (Slagsvold et al., 1994).

Studieobjekter og område

Feltarbeidet ble utført i perioden fra mars - juni i 2008 og 2009 samt høst 2009, ved Dæli, nær Oslo, Norge (60° N, 10 38° E). Studie området er 1,6 km² stort og består for det meste av løvskog. I området er det fordelt rundt 500 fuglekasser som er sikret med ståltråd og en spiker for å hindre predasjon av blandt annet katt (*Felis catus*) og flaggspett (*Dendrocopus major*), noe som har vært et problem i området. 110-120 blåmeispar hekker i disse kassene hvert år sammen med et liknende antall svarthvit fluesnapper (*Ficedula hypoleuca*), 70-80 par kjøttmeis, samt noen spettmeis (*Sitta europaea*) og svartmeis (*Periparus ater*) (Amrhein et al., 2008; Johannesen et al., 2006).

I studieområdet har kryssfostring mellom arter (Se Slagsvold et al., 2002) blitt utført siden 1995 under lisens fra direktoratet for naturforvaltning og forsøksdyrutvalget i Norge. Dermed vokser noen blåmeisunger (kontroller) opp med foreldre av samme art mens andre har fosterforeldre hvor en eller begge er kjøttmeis. Det er vist at kjøttmeis som vokser opp hos blåmeisforeldre ikke får redusert overlevelse verken i reiret eller etter utflygning (Slagsvold og Hansen, 2001). Da det kan være vanskelig å få sangopptak av mange individer i løpet av kun én sesong, ble det benyttet både kontroller og kryssfostrede hanner i dette studiet. Det viste seg imidlertid å ikke være noen signifikant forskjell i sangytelse mellom disse kategoriene (tabell 1F og tabell 1I) slik at data for disse ble samlet gjennom alle analysene.

Feltarbeid

Data benyttet i studiet ble hovedsakelig samlet gjennom de to vårsesongene i 2008 og 2009, selv om enkelte data ble samlet høsten 2008 ved føringplasser der de ble fanget i nett. Dette gjaldt slikt som fargedata for høsten, vekt, tars- og vingelengde. Våren 2008 ble oppvekstdata for hannene samlet, da de ble født denne våren. Våren 2009 ble ytterligere data for disse hannene samlet i tillegg til sangdata. Gjennom feltsesongen vår 2009 ble også data på fitnesskonsekvenser og hekkesuksess samlet, men disse ble ikke benyttet i dette studiet grunnet tidsbegrensning, det er imidlertid mulig de blir benyttet i senere studier.

Vår 2008

Sesongen begynte tidlig i mars med å rense alle fuglekassene for at de skulle være klare til bruk før reirbyggingen i slutten av mars - midten av april. Etter rundt to uker begynte inspiseringen av hver enkelt kasse som skulle fortsette helt til slutten av ungetiden. Kassene ble inspisert minst hver fjerde dag gjennom hele sesongen. Inspiseringen ble gjort for å holde oversikt over hvor langt de enkelte individene var kommet i hekkesyklusen (mengde reirmateriale, eggleggingsdato, antall egg lagt og antall unger klekket). Dette var også viktig med hensyn på dawnopptakene fordi disse måtte taes før fuglene var ferdige med eggleggingen, altså mens hunnene fremdeles var fertile. Inspiseringen gjorde det videre mulig å holde oversikt hvilke hanner og deres partnere som holdt til i hver enkelt kasse. For å bestemme eiere ble ringkoder benyttet. Ringmerking er blitt utført i mange år i dette studieområdet slik at de fleste voksne individer hadde unike ringkoder, det vil si en metallring med unikt nummer og en unik fargeringskode, med en fargering for behandling og en for fødselsår.

Under inspeksjonen av kassene ble mengden reirmateriale og føring notert for å bestemme når man forventet seg egglegging. Dersom det ble funnet egg i kassen ble disse telt. Dato for første egg lagt ble så beregnet utifra antagelsen om at hunnene legger ett egg om dagen (Haftorn, 1971). I midten av mai begynte eggene å klekke og dato for klekking i hvert reir ble beregnet ut ifra når det første egget ble lagt i dette reiret. Det ble her antatt at rugetiden var 15 dager (Haftorn, 1971). Det ble laget en oversikt over hvilke reir som skulle sjekkes hver dag for klekking og vekten på største og minste unge i disse reirene ble notert. Største og minste unge ble veid til nærmeste 0,1g med en 10g pesolavekt. I de kassene der det var egg som ikke var klekket enda ble de besøkt på nytt to dager senere og veid på nytt helt til alle egg var klekket. Ut ifra vektdataene og en vekstkurve for blåmeis (Slagsvold, personlig kommunikasjon) ble nøyaktig klekkedato funnet. Dagen for klekking ble regnet som dag 0 og ut ifra dette ble det laget en oversikt over når ungene i de ulike reirene var 10 og 15 dager gamle (klekkedato for tidligste unge i reiret).

10 dager fra første unge klekket i et kull ble ungene ringmerket og veid på nytt (kun våren 2008). Dette startet i slutten av mai. Ungene fikk en metallring med unikt nummer og to fargeringer, en farge for behandling (kontroll/kryssfostret) og en for fødselsår. Veiingen ble utført med en 50g pesolavekt og ungene ble veid til nærmeste 0,1g. Da ungene var 15 dager gamle ble de veid en siste gang (kun vår 2009) og målt ytre halefjærlengde på (med linjal til

nærmeste 0,5 mm). Ved dag 15 (perioden 2. – 17. Juni) ble det også gjort fargemål av ungenes stjert, som er blå/UV samt bryst som er gult.

Spekterdataene ble registrert i 300-700 nm rekkevidden fra brystet, halen og hodet ved bruk av et bærbart spektrometer Ocean Optics S2000 med belysning av en TOP sensor systems deuterium – halogen lampe DH2000. Enden på fiberoptikk proben var montert inni et matt sort rør som fjernet lyset i omgivelsene, denne ble holdt i en 90° vinkel mot overflaten, noe som dannet et målings område på 6 mm i diameter. Refleksjons dataene ble dannet relativt til en hvit standardtavle (WS-2, ocean optics). Hver avlesning ble dannet fra et gjennomsnitt på 5 refleksjonskurver ved å bruke OOIbase software. Det ble tatt 5 avlesninger fra hvert område på hver fugl. Spektrometeret ble kalibrert mot den hvite standarden periodevis, og det hvite ble sjekket for måling på alle fuglene for å være bekrefte 100% av refleksjonen.

Minst 22 dager etter klekking, da alle ungene hadde forlatt kassen, ble kassen rensert. Feltsesongen varte til begynnelsen av juli.

Høst 2008

Høst 2008 og vår 2009 ble mange av rekruttene som vokste opp i kassene våre fanget inn igjen og gitt en unik kombinasjon av fargeringer. Vekt (med 50g persola vekt), vingelengde (til nærmeste 0,5mm), tarslengde (nærmeste 0,1mm) og fjærfarge ble målt ved matstasjoner hver gang de ble fanget i nettet. Et snitt av alle målinger er benyttet (inkludert mål vår 2009) for hvert av disse kroppsmålne med unntak av vekt. For vekt ble målinger våren 2009 (for få målinger) og et mål for oktober 2008 utelatt (for lav vekt). Tarslengde endrer seg lite etter at ungene har fløyet ut av reiret (Perrins 1979; Alatalo og Lundberg, 1986; Merilä og Wiggins, 1995), og derfor ble tarslengde målt på høsten 2008 og våren 2009 betraktet som oppvekstvariabel. Fargemålingene ble utført på samme måte som våren 2008, men her ble det i tillegg målt farge på hode (blå/ultraviolett). Fargemålet høst 2008 representerer farge ved sangopptak da for få individer ble fargemålt våren 2009. Fargemålingene høsten 08 ble utført i perioden 13. oktober – 5. November.

Vår 2009

Denne våren ble det tatt opptak av de rekrutterte blåmeishannene fra vår 2008 i perioden 25. april til 8.mai, samt registrert data som kunne tenkes å påvirke sangen til hannene. Dette

inkluderte værforhold, konkurranse fra andre blåmeis og kjøttmeishanner, opptaksdato relativt til første egg lagt, opptaksdato og hanngruppe.

Når hunnene hadde begynt å legge egg eller ruge og hannene forsvarte territorier, ble kasser med hanner som var interessante for studiet besøkt for å ta opptak. Jeg var på plass ved kassen (litt fra kassen for ikke å forstyrre) ca 1 time før soloppgang fordi fuglene vanligvis begynner å synge ca en halv time før soloppgang. Utstyret som ble brukt til å ta opptak med var sound devices 702 digital opptaker med parabolmikrofon. Opptaket ble startet med en gang det aktuelle individet begynte å synge. Hver hann ble tatt opp i ca 30 minutter, eller til hann sluttet å synge (da hunnen forlater kassen). Opptakeren ble av og til startet for tidlig slik at opptaket ved en feiltakelse ble kortere, men alle sangytelsesmål er beregnet per min og repertoarstørrelsen ble ikke påvirket av opptakslengde (ikkepubliserte data). Før soloppgang var det var mørkt og vanskelig å lese av fargekode på ringer ved start av opptak. Jeg begynte derfor med opptak av den hannen som med høyest sannsynlighet var riktig hann basert på nærhet og plassering i forhold til reiret. Jeg fulgte deretter hannen med kikkert og beveget meg mot den hele tiden. Ofte flyttet hannene på seg eller hadde flere enn en kasse (bigamister), noe som kompliserte oppgaven med å ta opptak. Det å identifisere hannen var viktig for å vite at riktig individ ble tatt opptak av. Dette ble gjort ved å lese av ringkoden dens, som vi alltid visste på forhånd. Det var imidlertid ikke alltid lett å identifisere hannen under opptaket. I disse tilfellene ble hannen fulgt med på etter opptaket, ofte ved hjelp av playback for å få hannen nærmere. I de tilfellene jeg ikke klarte å se alle ringene, for eksempel ved tåke, ble det bestemt om hannens opptak skulle brukes eller ikke basert på sannsynligheten for at det var det riktige individet. Valget ble basert på om det var mange andre hanner i nærheten som hadde en fargekode som liknet dette individet sin eller om andre hanner av samme art lett kunne forveksles med dette individet grunnet kasse i nærheten.

Det ble kun gjort ett opptak av hver hann. Ett opptak er sannsynligvis ikke nok til å få hele repertoarstørrelsen til en hann, men det er gode indikasjoner på at fugler går igjennom en stor del av repertoarene sine i løpet av én morgen (Doutrelant et al., 2000a). Jeg fikk totalt 8 brukbare opptak av blåmeishanner som hadde vokst opp i våre kasser i 2008 (1k). Seks av disse hannene var kontroller (hanngruppe 1) og de resterende to var kryssfostrede (hanngruppe 2) (tabell 1B). Det var desverre ikke så mange hanner jeg fikk tatt opptak av da dette er en svært vanskelig oppgave av flere grunner. Det var ikke alltid hannen sang for det første, av ulike grunner, og det å ta opptak av en hann krevde blandt annet at eiere av kassen var bestemt og at denne hannen hadde blitt registrert alle oppvekstvariable på.

Mål

Kondisjon under oppvekst og oppvekstforhold, vår 2008

Som mål på kondisjon under oppvekst ble halefjærlengde, tarslengde og vekt ved dag 15 benyttet da disse variablene tidligere har vist seg å være avhengig av oppvekstforhold (Merilä og Wiggins, 1995; Searcy et al., 2004; Nowicki et al., 2000; Hovorka og Robertson, 2000). Vekt ved dag 15 brukes da den tidligere er vist seg å predikere ungenes overlevelsesrate og reprodutivsuksess. Unger med høy vekt ved dag 15 viser seg å ha større sannsynlighet for å overleve etter utflyvning fra reiret (Perrins 1965; van Noordwijk et al., 1988; Perrins og Mcleery, 2001). Tarslengden er tidligere vist å gi pålitelig informasjon om oppvekstmiljø, og å gjenspeile interaksjonen mellom genotype og miljø (Doutrelant et al., 2000a; Dhondt 1982; Merilä og Fry 1988). Med økende tarslengde øker overlevelsesrate og andelen seiringer i interaksjoner med andre hanner (Garnett 1981). Ytre halefjærlengde benyttes da det tidligere er vist at dette kondisjonsmålet henger sammen med ernæring (Hovorka og Robertson, 2000). I tillegg til overnevnte mål på kondisjon under oppvekst vil jeg se på effekten av kullstørrelse, målt som antall unger utflydd, som representerer konkurranse blandt søsken. Manipuleringseksperimenter med meiser har blandt annet vist at økte kullstørrelser medfører lavere ungevekt og lavere gjenfangstrater (Nur 1984; Tinbergen 1987; Smith et al., 1987; Lindén 1988). Jeg vil også se på klekkedato, som er vist å predikere overlevelse av ungene og vekt ved utflygning (Siikamäki 1998). Mengden og kvaliteten på maten kan variere gjennom hekkesesongen, for eksempel mengden larver, og det er viktig for fuglene å treffe riktig med hekketidspunktet (Perrins 1965). Jeg antar at de som klekker tidlig og som har få søsken å konkurrere mot, vil ha bedre kondisjon (Soma et al., 2006).

Til slutt vil jeg bruke fjærfarge, både strukturell og carotenoidbasert, på hode, stjert og bryst som kondisjonsmål både under oppvekst og etter utflyvning fra reiret. Det antas at bare et individ med god kondisjon kan klare å utvikle og vedlikeholde et sterkt farget ytre. Gul farge er vist å reflektere mengden karotenoider i kosten (Slagsvold og Lifjeld, 1985), som er vist å passere uendret fra larve til kjøttmeis (Partali et al., 1987). Karotenoidene kan blandt annet fungere som antioksidanter (Møller et al., 2000, men se Isaksson og Andersson, 2008). Uttrykking av disse pigmentene er antatt å være næringsbegrenset da dyr ikke kan syntetisere dem og derfor må oppta dem gjennom kosten. Individuer må gjøre en avveining mellom å bruke karotenoider på fargesignaler eller å bruke dem til andre viktige fysiologiske funksjoner som immunfunksjon, farge kan derfor indikere et individs forsyningseffektivitet eller helsetilstand (Møller et al., 2000). Hos kjøttmeis er mengden karotenoider i brystfargen vist å korrelere direkte med mengden sommerfugllarver i kosten (Slagsvold og Lifjeld, 1985).

Strukturelle fjærfargers kostnader er ikke så åpenbare som de karotenoidbaserte, men kan ha med kostnader ved dannelsen og vedlikeholdelsen av stukturene i fjærene å gjøre (Fitzpatrick 1998; Andersson 1999; Prum et al., 2003). Det er blandt annet funnet at blåmeisungers gule bryst og blå/UV halefarge påvirkes negativt av dårlig kondisjon (lav vekt ved dag 14) (Johnsen et al., 2003), samt at kullstørrelse påvirker UVrefleksjon på halefjærende til blåmeishanner (Jackot and Kempenaers, 2007). Blå /UV fargen på halefjærene er imidlertid litt genetisk betinget (Johnsen et al., 2003). Det er også vist hos blåmeis at fjærfarge som reflekterer lys inn i UV er under seksuell seleksjon hos blåmeis. Hanner har for eksempel mer UVkromatisk hode enn hunnene, og hunnene velger partner etter hvor UVkromatisk den blå hodefargen er (Andersson et al., 1998). Fargemåling av blåmeisunger før utflyvning har også vist at hanner har mer kromatisk og ultraviolett farge på stjerten enn hunner (Johnsen et al., 2003). Dette tilsier at fjærfarge er knyttet til hannlig kvalitet.

Kondisjon ved opptak

Kondisjon etter oppvekst, som blandt annet kan anhenge av ernæring, kan muligens påvirke sangkvalitet. For å studere denne effekten ble vekt, vingelengde og fjærfarge tatt med i dette studiet som mål på kondisjon senere i livet og er tidligere blitt benyttet til dette formålet (Parker et al., 2006; Bijnens 1988; Nowicki et al., 2000).

Vingelengde er et mål på kroppsstørrelse som tidligere har seg vist å henge sammen med ernæring under oppveksten (Nowicki et al., 2000; Searcy et al., 2004). Vingelengde har også vist seg å fortsette å vokse etter at ungene har fløyet ut av reiet hos blåmeis da eldre hanner viser seg å ha lengre vinger enn yngre hanner hos blåmeis (Steward 1963). Vingelengde er også et veldig godt mål på kroppsstørrelse (Gosler et al., 1998). Jeg bruker vingelengde her som et mål på størrelse og kondisjon senere i livet. Kroppsmasse (gjennomsnittsvikt) er et plastisk størrelsesmål, som vil si at det endres gjennom livet avhengig av ernæring og kondisjon her og nå, dette brukes derfor som et mål på kondisjon ved opptak (Gosler and Harper, 2000).

Ytre faktorer potensielt påvirkende på dawnsang

I tillegg til oppvekstmiljø og senere kondisjon, kan sangkvaliteten tenkes å være avhengig av ytre faktorer. Miljø under selve opptaket kan ha påvirket sangen, deriblant naboer. Hannene som har mange rivaliserende hanner eller andre hunner i nærheten av territoriet sitt kan tenkes å synge, og kanskje også varsle, mer enn andre hanner for å forsvare sitt territorie eller

tiltrekke seg ny make (se for eksempel Galeotti et al., 1997). Andre arter kan også tenkes å konkurrere med blåmeis om lydsommet og påvirke sangen. Hos blåmeis er blandt annet vist at kjøttmeis har stor innvirkning på sangrepertoar (Doutrelant et al., 2000a). Det ble derfor laget to variable som mål på naboer, nemlig antall kjøttmeisreir og antall blåmeisreir innen 100 meter fra den aktuelle hannens kasse (kassene i området er satt ca 50 meter fra hverandre). Disse målingene ble gjort ved bruk av passer og kart, gjennom manuelt å telle antall kasser av de to artene innen de respektive avstandene. Tvilstilfeller ble kontrollert ved bruk av GPS-koordinater. Jeg kan desverre ikke skille mellom hunnlig og hannlig påvirkning, men begge kan tenkes å påvirke blåmeisen med tanke på at den kan være polygyn.

En annen faktor er værforholdene under og før opptak. Det er vist at temperatur om natten kan påvirke sangytelse hos flere arter (Slagsvold 1977; Gottlander 1987; Reid 1987; Thomas 1999; men se Berg et al., 2005). Ved veldig lave temperaturer kan det være ekstra krevende å synge, da dette vil føre til et ytterligere energitap utover den energien som trengs for å opprettholde kroppsvarmen. Hvor mye temperaturen påvirker kan kanskje avhenge av hannens kondisjon. En hann av god kondisjon, med tilstrekkelige fettreserver, vil kanskje tåle kostnadene det medfører å synge med høy ytelse ved kaldt vær. Jeg tok derfor med i betraktning effekten av lav temperatur på dawnsang, da en kald natt kunne tvinge fuglene til å furasjere på bekostning av synging (Parker et al., 2006). Fra meteorologisk institutt ble det hentet målinger maks temperatur dagen før opptak, temperaur om morgenen (kl. 05), minimumstemperaturen om natten (kl 00-05), mengden skyer samme dag og vindhastighet. Disse ble målt ved Blindern stasjon. Nedbør var det svært lite av under opptakene, derfor ble ikke denne variabelen benyttet. Det viste seg imidlertid at alle værforholdsvariablene bortsett fra temperatur dagen før opptak var svært korrelert med hverandre (upublisert data). Da ingen av temperaturvariablene påvirket mine hanners sang på noen nevneverdig måte, ble bare én temperaturvariabel benyttet i dette studiet, nemlig minimumstemperatur natten før opptak, da denne variabelen tidligere har vist seg å påvirke blandt annet kjøttmeissang veldig (Eriksen, personlig kommunikasjon).

Opptaksdato relativt til første egg lagt ble også tatt med som en variabel i dette studiet, definert som antall dager fra opptaksdato før eller etter hunnen la sitt første egg. Denne ble tatt med da det hos blåmeis er slik at enkelte sangvariable kan forandre seg gjennom hekkesesongen, noe som sannsynligvis er relatert til hunnens fertilitet (Poesel et al., 2001). Dato for opptak ble også tatt med da det i tidligere studier har vist seg at sangkontroll nuclei i hjernen hos blåmeis påvirkes av dato i sesongen. HVC var ferdig utviklet i februar, men RA (assosiert med sangproduksjon) fortsatte å vokse utover i sesongen (Caro et al., 2005).

Hos kjøttmeis er det tidligere vist stor forskjell i sang mellom kontroller og kryssfostrede hanner. Kryssfostrede synger gjerne med større repertoar blandt annet. Dette kan komme av de ulike furasjeringsnisjene til blåmeis og kjøttmeis. Blåmeis furasjerer mer i toppsjiktet av trærne der de får tak i mer grønne sommerfugllarver enn kjøttmeisen. Kryssfostrede blir dermed flinkere til å få tak i grønne larver enn kjøttmeis normalt får tak i og blir dermed bedre på å synge. Hvis grønne larver gir bedre kondisjom (Slagsvold og Wiebe, 2007). Det kan tenkes at også blåmeis påvirkes av å vokse opp hos en annen art.

Om hannen var bigamist eller ikke ble også tatt med i studiet da det kan tenkes at bigamister synger bedre enn monogame hanner siden disse faktisk har fått to hunner. Denne variablen ble imidlertid tatt med mest fordi det var interessant å se om det er slik at bigamister synger best. Om en hann er bigamist eller ikke kommer nok som en følge av at han er av god kvalitet og synger bra. Det er ikke en variabel som kan påvirke sang.

Dataanalyser

Sanganalyser

Til analyse av sang ble programmet Raven Pro 1.3 benyttet. Opptakene var digitale så disse kunne direkte lastes inn i programmet og analyseres. Hvert opptak ble analysert ved hjelp av spektrogrammer der en frase ble vist om gangen. Jeg valgte å fokusere på flere forskjellige sangvariable tidligere benyttet i andre sangforsøk på blåmeis (Poesel et al., 2001, Parker et al., 2006; Bijmens 1988). De sangvariablene jeg valgte å fokusere på var:

- *Repertoarstørrelse*, beregnet som antall sangtyper (sanger med og uten trille) hannen sang i løpet av opptaket (se vedlegg K).
- *Mengde sang*, beregnet som antall minutter med sang (alle sangfraser sammenlagt) i løpet av minuttene opptaket varte multiplisert med 100. Bare trillesanger og sanger uten trille ble byttet her.
- *Strofelengde*, beregnet som gjennomsnitt av strofelengdene til hannen (i sekunder)
- *Sangrate*, beregnet som antall strofer hannen sang per minutt.

Blåmeisens sang består av et visst antall ulike elementer med uavbrutt lyd. En sang kan også bestå av flere repetisjoner av en sekvens ulike elementer som kalles fraser innen en sang. Hver sang kalles en strofe og det skal være minst 500 ms mellomrom mellom ulike strofer. De har flere ulike typer vokaliseringer; sang (med eller uten trille), kalling (kan være aggressiv) og varsel. Trillesang er det bare hannen som synger og som oftest bare i parings sesongen, kalling brukes av både hunnen og hannen og gjennom hele året. Blåmeis er bolksyngere, det vil si at de synger en sangtype en lang stund før de bytter til en ny sangtype

selv om ulike kallingstyper kan synges uregelmessig som respons på ulike ytre stimuli (Poesel et al., 2001; Poesel 2004; Bijmens og Dhondt, 1984; Doutrelant et al., 1999).

Fokuset i denne oppgaven er hovedsakelig sang med og uten trille og kalling. Ikke-agressiv kalling, altså kalling med elementer fra sang og som ikke brukes i forbindelse med varsel, er blitt kategorisert som sang uten trille. Kalling med mulig aggressivt motiv, som ble sunget i forbindelse med varsel og uten innhold av elementer som likner de i sanger, ble kategorisert som aggressiv sang. Aggressiv sang og varsel er ikke tatt med i dette studiet da denne typen vokalisering, spesielt varsel, er sett å brukes i respons på ytre stimuli og intensiteten varierer med styrken på dette stimuli. Det ble ikke kontrollert for ulike stimuli som kunne utløse varsel eller aggressiv sang i denne oppgaven, for eksempel hvor langt unna kassen jeg stod når opptaket ble tatt. Jeg valgte derfor å se bort ifra varsel og aggressiv sang for å fjerne mest mulig ytre påvirkning på de ulike sangvariablene (Poesel et al., 2004). Under klassifikasjonen av de ulike sangtypene valgte jeg å følge Poesel 2004 samt Bijmens og Dhondt, 1984, men med litt modifikasjon blandt annet fordi noen av mine blåmeishanner er kryssfostret og skapte problemer med klassifikasjonen (se vedlegg K). I likhet med Poesel et al., 2004 og 2001, samlet jeg data for de ulike vokaliseringstypene i analysene.

Ut i fra spektrogrammene ble det registrert antall sangtyper som mål på repertoarstørrelse. For å skille mellom de ulike sangtypene ble det gjort en vurdering av frekvens, tempo og form, samt sammenlikning med tidligere studier (Bijmens og Dhondt, 1984). For hver sangtype i hvert opptak ble det målt antall strofer og start- og slutt tidspunkt for hver strofe. Basert på dette ble mengde sang kalkulert som varigheten av hver frase sammenlagt i løpet av opptaket ganget med 100. Sangrate ble beregnet som antall strofer produsert i løpet av opptaket dividert på antall minutter opptaket varte. Strofelengde ble beregnet som den samlede varigheten av strofer delt på antall strofer i løpet av opptaket. Klokkeslett for start av sang ble satt til tidspunktet for første strofe sunget av hannen etter start av opptaket. Antall strofer sunget før dette utgjør en konstant feilkilde for alle opptakene. Grunnet bakgrunnsstøy fra trafikk og andre fugler, samt avstanden til riktig fugl, var styrken og kvaliteten på signalet som ble fanget opp av lydopptakeren varierende. Dette kan ha hatt innvirkning på noen av målingene. Strofene hadde også varierende grad av ekko, noe som også kan ha virket inn på målingene. Men ved konsekvent å måle sterkeste del av sangen, ble denne feilkilden forhåpentligvis mye redusert.

Fargeanalyser

Basert på målingene som ble utført, ble objektive indikatorer på de tre viktigste dimensjonene i fargeoppfattelsen benyttet.: lysstyrke (spekterintensitet), fargetone (spekterlokalitet), kroma (spektermetning) (Hailman 1977; Andersson og Prager, 2006). Disse fargeparametrene ble estimert i henhold til formlene i Andersson og Prager, 2006:

- *Lysstyrke* ble målt som gjennomsnittlig refleksjon (R_{av}) i 320 – 700 nm intervallet.
- *Fargetone* er målt som bølgelengden ved høyeste refleksjon (λ_{rmax}) for UV/blåfarge og bølgelengden hvor refleksjon er halvveis mellom minimum og maksimum (λ_{R50}) for gulfarge.
- *Kroma*, som er metningen i spekteret, ble målt ved $(R_{700} - R_{450})/R_{700}$ (karotkroma (C_{car})) for gulfarge. For UV/blåfarge ble det estimert som kroma (C_{max}) ($R_{max} - R_{min}$)/ R_{av} og UVkroma (relativ mengde UVrefleksjon), $R_{300-400}/R_{300-700}$ (Hailman, 1977, Andersson og Prager, 2006, Delhey et al., 2003).

For gulfarge og UV/blåfarge er det ulikt hvilken retning eventuelle korrelasjoner med sang forventes å være i. Dette er fordi karotenoidbaserte og strukturelle farger har ulike kostnader og dermed ulike måter å gjenspeile kvalitet på. For karotenoidbaserte farger forventes lysstyrke (R_{av}) å være korrelert negativt med hannkvalitet da lav lysstyrke tyder på høy pigmentkonsentrasjon. Lysstyrke i seg selv viser imidlertid sjelden noen sammenheng med kvalitet hos meiser, men lave verdier (kombinert med høye kromaverdier) vil ofte reflektere mye pigment for gulfarge (Johnsen, personlig kommunikasjon). Videre forventes det at karotenoidmetning (C_{car}) vil korrelere positivt med kvalitet da høy karotenoidmetning gjenspeiler høy konsentrasjon av lutein, som antas å være et kvalitetstegn hos meiser. Når det gjelder fargetone (λ_{R50}) forventes det en positiv korrelasjon da høye verdier av fargetone tyder på en forskyvning av spekteret mot høye bølgelengder, som igjen kan være en effekt av økt pigmentkonsentrasjon (Andersson og Prager, 2006). For strukturelle fjærfarger vil korrelasjonsretningen være noe annerledes da kostnaden ved disse fjærfargene forventes å være mer knyttet oppnåelsen av en fjærstruktur som er tykk, regulær og nøyaktig (Fitzpatrick 1998; Andersson 1999). Det forventes for strukturelle fjær at lysstyrke (R_{av}) er positivt korrelert med hannkvalitet da høy lysstyrke gjenspeiler høy strukturtykkelse. Dette må imidlertid skje kombinert med høye kromaverdier da refleksjon også kan økes gjennom tap av de absorberende lagpigmentene. Refleksjon av korte bølgelengder (UV for eksempel) krever finere strukturer, finere strukturer koster mer og forventes da å reflektere kvalitet. Lav

fargetone (λ_{Rmax}) tyder på forskyvning av spekteret inn i UV, noe som da forventes å være negativt korrelert med kvalitet da fine strukturer forventes å kreve mer ressurser å lage og vedlikeholde. Flere studier har vist at UV reflekterer kvalitet hos blåmeis (Andersson et al., 1998). Når det gjelder kroma (C_{max}) forventes en positiv korrelasjon med kvalitet da høye kromaverdier tyder på fjær som har mer regulær og presis struktur og dermed en mer mettet UV/blåfarge. Høye verdier av UVkroma tyder på mye UV refleksjon relativt til resten av spekteret. Når det gjelder lysstyrke i dette studiet viste det seg at denne variabelen ikke korrelerte med kroma (upubliserte data). Denne fargevariabelen ble derfor ekskludert fra videre analyser i studiet da det ikke er sikkert at lysstyrke faktisk reflekterer kondisjon (Andersson og Prager, 2006; Johnsen, personlig kommunikasjon).

Statistiske analyser

Av hannene som var interessante i studiet og ble det tatt opptak av åtte individer, som inngikk i analysen. To av disse hannene tilhørte var kryssfostrede og de resterende seks var kontroller (tabell 1B). Grunnet lite datasett ($n=8$) er analysene gjort så enkle som mulig og det ble tatt hensyn til muligheten for type 2 feil ved å ta hensyn til trender ($p < 0,1$), i tillegg til signifikante korrelasjoner ($p < 0,05$).

De statistiske analysene ble utført ved bruk av MiniTab 15 Statistical Software og tabell 1A, 1B og 1C gir en oversikt over de ulike variablene som inngikk i analysene. Normalfordeling ble antatt på bakgrunn av at tidligere studier har funnet normalfordeling av disse variablene hos en liknende art, men med større utvalgsstørrelse (Eriksen, personlig kommunikasjon). Da datasettet er såpass lite vil ikke normalfordelingstest ha nok styrke til å kunne brukes og andres funn for samme type data er derfor benyttet som grunnlag for normalfordelingsantakelse.

Det ble utført enkel korrelasjonsanalyse (med Pearson korrelasjonskoeffisient r) med sangvariablene mot hver av de uavhengige kontinuerlige variablene for oppvekst, kondisjon ved opptak og temperatur (tabell 1D og 1E). For de kategoriske variablene, som inkluderte klekkedato, konkurranse og hannkategori, ble det utført to-utvalgs t-test (tabell 1F).

Da det i tidligere studier er funnet signifikant effekt av temperatur på flere sangvariable (Slagsvold 1977; Gottlander 1987; Reid 1987) ble temperatur også i dette studiet kontrollert for selv om temperatur ikke her viste seg å ha noen signifikant effekt ved enkel korrelasjon. Temperatur ble tatt hensyn til ved å kjøre multippel regresjonsanalyse. På samme måte ble det kontrollert for temperatur for de kategoriske variablene ved å kjøre GLManalyse

(General Linear Models). 95% konfidensintervall ble benyttet. I de tilfellene hvor minimumstemperatur om natten har hatt en signifikant effekt på sangvariablen vektlegges resultatene fra multippel regresjon (Tabell 1G og 1H) og GLM (Tabell 1I). I tilfellene hvor minimumstemperatur om natten ikke har hatt en signifikant innvirkning fokuseres det på resultatene fra de enkle korrelasjonsanalysene og to-utvalgs t-testene (tabell 1F tabell 1D og 1E).

Sangvariablene ble kjørt mot hverandre for å se sammenhengen mellom disse (tabell 1J). Det ble kun utført enkel korrelasjonsanalyse, da dette bare var for å undersøke sammenhenger, og var ikke hovedfokus for oppgaven.

Resultater

Variable med eventuell påvirkning på dawnsang

Temperatur

Sangvariablene korrelerte ikke med temperatur (minimumstemperatur om natten).

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med temperatur (tabell 1D).

Opptaksdato relativt til første egg lagt

Sangvariablene korrelerte ikke med opptaksdato relativt til første egg lagt.

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med opptaksdato relativt til første egg lagt (tabell 1D).

Dato for opptak

Sangvariablene korrelerte ikke med opptaksdato.

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med opptaksdato (tabell 1D).

Konkurranse fra andre hanner/hunner

Antall blåmeisreir i nærheten

Sangtrekkene ble ikke påvirket av antall blåmeis innen 100 meter.

Det var ingen forskjell i sang mellom hanner som hadde mange blåmeis innen 100 meter fra reiret sitt (2-3) enn de som hadde få (0-1) i t-testen (tabell 1F).

Antall kjøttmeisreir i nærheten

Sangtrekkene ble ikke påvirket av antall kjøttmeis innen 100 meter.

Det var heller ingen forskjell i sang mellom hanner som hadde mange kjøttmeis innen 100 meter fra reiret sitt (2-3) og hanner som hadde få (0-1) i t-testen (tabell 1F).

Hanngruppe

Sangtrekkene ble ikke påvirket av om hannene var kryssfostret eller ikke.

Det var ingen forskjell i noen av sangvariablene mellom kryssfostrede og kontrollhanner i t-testen (tabell 1F).

Bigamisme

Om hannene var bigamister eller monogame hadde ingen betydning for sangen.

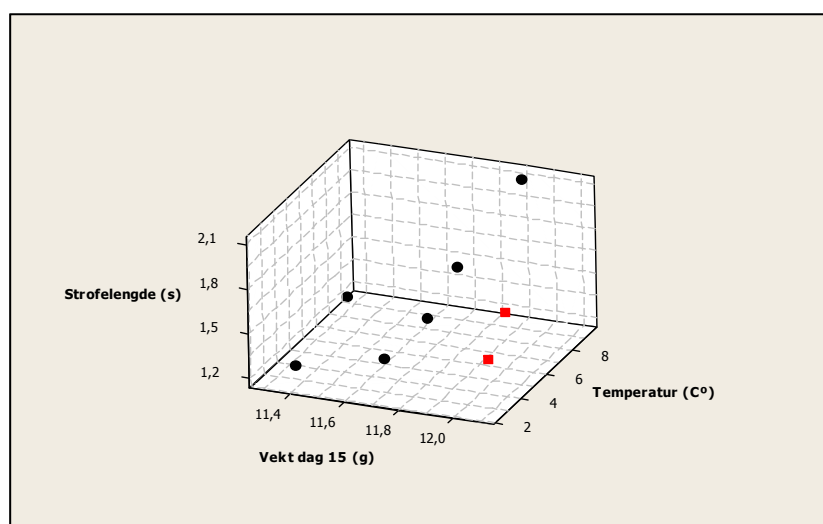
Det var ingen forskjell i noen av sangvariablene mellom bigamister og monogame hanner i t-testen (tabell 1F).

Oppvekstvariable vår 08

Vekt ved dag 15

Jo lengre strofer en hann sang med, jo høyere vekt hadde han ved dag 15.

Det var en positiv tendens mellom strofelengde og vekt ved dag 15 ved enkel korrelasjon ($r = 0,65$ $p = 0,079$) (tabell 1D). Kontrollert for effekten av temperatur, som var signifikant, ble denne korrelasjonen signifikant ($r = 2,99$ $p = 0,03$, figur 1) (tabell 1G).



Figur 1: Strofelengde (s) hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) ($n=8$) mot vekt ved dag 15 (g) og temperatur (C°). Punktene er markert med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n=6$) (sort) og kryssfostrede ($n=2$) (rød). Strofelengde og vekt ved dag 15 er signifikant korrelert.

Ytre halefjær

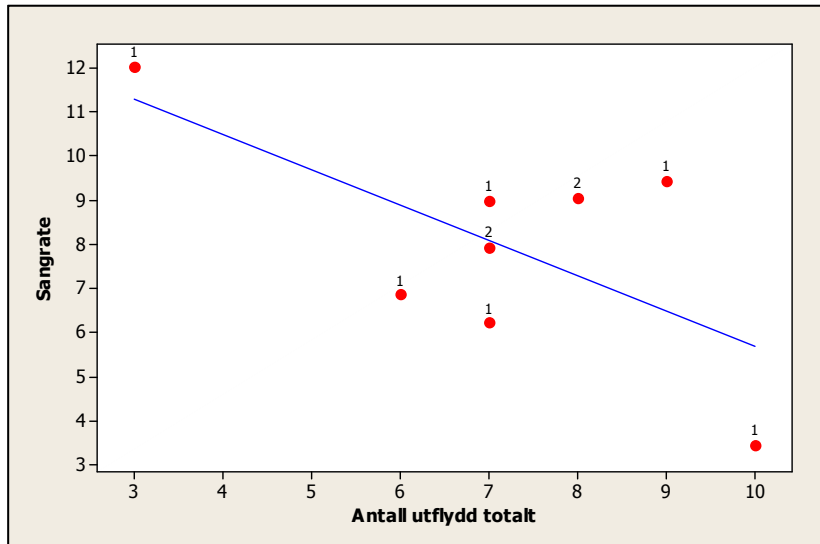
Sangvariablene korrelerte ikke med ytre halefjær.

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med ytre halefjær (tabell 1D).

Antall utflydd totalt

Jo høyere sangrate en hann hadde som voksen, jo færre kullsøsken tenderte han å ha ved utflyvning fra reiret.

Det var en negativ trend mellom sangrate og antall unger utflydd ved enkel korrelasjonsanalyse ($r = -0,658$ $p = 0,076$, figur 2) (tabell 1D).

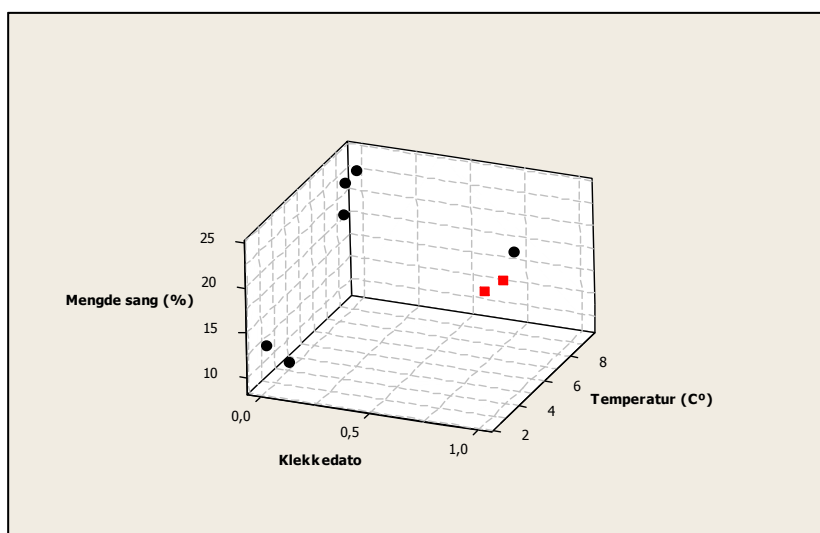


Figur 2: Sangrate (strofer per minutt) hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) ($n=8$) mot antall utflydde unger. Punktene er markert med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n=6$) (1) og kryssfostrede ($n=2$) (2). Sangrate og antall unger utflydd tenderer å korrelere negativt med hverandre.

Klekkedato

Hvor mye en hann sang som voksen var signifikant påvirket av klekkedato, sene hanner sang signifikant mer.

Det var ingen forskjell i sang mellom hanner som klekket tidlig (18.-21. Mai) og hanner som klekket sent (22.mai – 2.juni) ved enkel t-test (tabell 1F). Ved kontroll for temperatur oppstod imidlertid en signifikant forskjell i mengde sang mellom de tidlige og de sene ungene. Det viste seg at sene unger sang mest og temperatur var signifiant påvirkende ($f=17,49$ $p = 0,009$, figur 3) (tabell 1I).



enn hanner som klekket tidlig (18.-21. mai).

Lengde på tars

Sangvariablene korrelerte ikke med tarslengde.

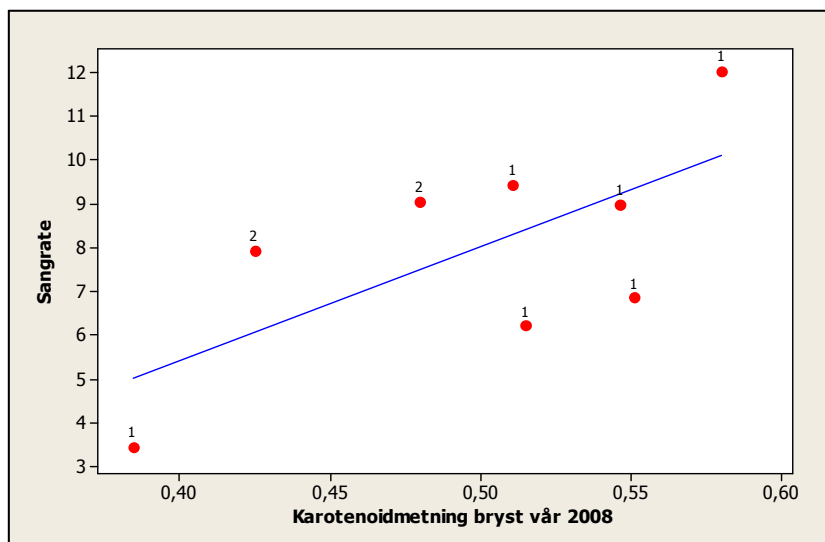
Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med tarslengde (tabell 1D).

Brystfarge vår 2008

Karotenoidmetning (C_{car})

Jo lavere sangrate en hann sang med, jo lavere karotenoidmetning (C_{car}) tenderte hann å ha i den gule fjærfargen på brystet under oppveksten.

Sangrate viste seg å ha en positiv tendens med karotenoidmetning (C_{car}) ved enkel korrelasjon ($r = 0,681$ $P = 0,063$, figur 4) (tabell 1E).



Figur 4: Sangrate (strofer per minutt) hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) ($n=8$) mot karotenoidmetning (C_{car}) bryst vår 08. Punktene er markert med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n=6$) (1) og kryssfostrede ($n=2$) (2). Sangrate og karotenoidmetning (C_{car}) tenderer å korrelere positivt med hverandre.

Fargetone (λ_{R50}):

Sangvariablene korrelerte ikke med fargetone (λ_{R50}).

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med fargetone (λ_{R50}) (tabell 1E).

Halefarge vår 2008

Sangvariablene korrelerte ikke med halefargen våren 2008

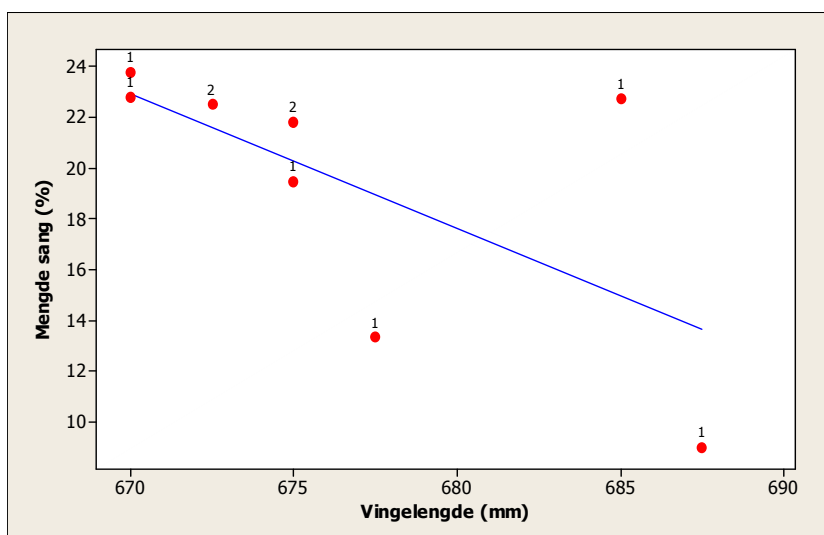
Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med noen av halefargevariablene vår 2008 (tabell 1E).

Variable for kondisjon senere i livet høst 08 og vår 09

Vingelengde

Jo mer hannene sang, jo kortere vinger tenderte de å ha.

Mengde sang viste seg å ha en negativ trend med vingelengde ved enkel korrelasjon ($r = -0,646$ $P = 0,084$, figur 5)(tabell 1D).



Figur 5: Sangmengde (%) hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) ($n=8$) mot vingelengde (mm). Punktene er markert med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n=6$) (1) og kryssfostrede ($n=2$) (2). Sangmengde og vingelengde tenderer å korrelere negativt med hverandre.

Vekt høst 08

Sangvariablene korrelerte ikke med vekt høsten 2008.

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med vekt på høsten 2008 (tabell 1D).

Farge høst 08

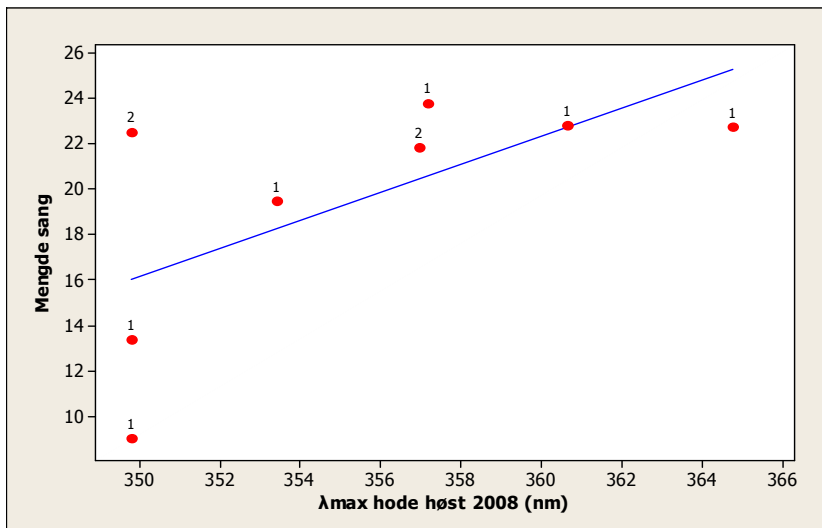
Sangvariablene korrelerte ikke med brystfargen høsten 2008

Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert, eller hadde noen tendenser, med brystfargen på høsten 2008 (tabell 1E).

Fargetone (λ_{Rmax}) Hode

Jo mer enn hann sang, jo høyere fargetone (λ_{Rmax}) tenderte han å ha på hodefargen.

Mengde sang viste seg å ha en positiv trend med fargetone (λ_{Rmax}) på hodet høst 2008 ($r = 0,643$ $p = 0,086$, figur 6) (Tabell 1E).

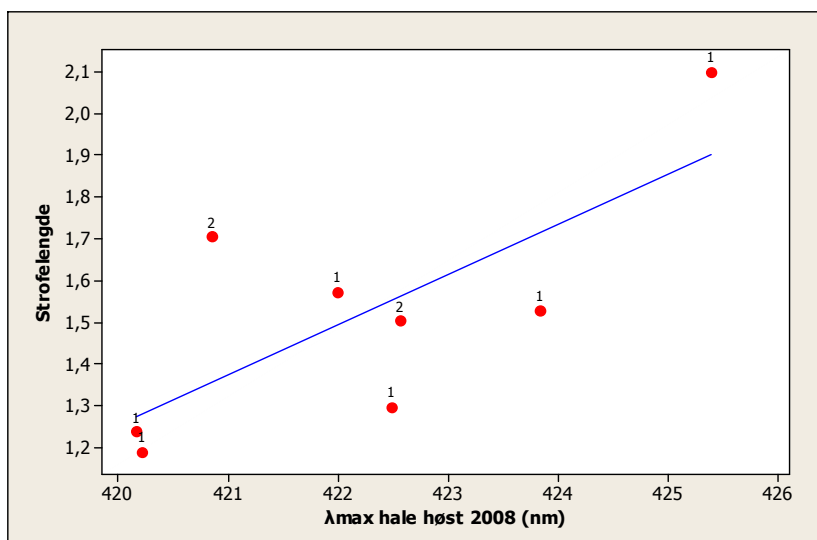


Figur 6: Sangmengde (%) hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) ($n=8$) mot fargetone (λ_{Rmax}) hode høst 08 (nm). Punktene er markert med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n=6$) (1) og kryssfostrede ($n=2$) (2). Sangmengde og fargetone (λ_{Rmax}) hode høst 08 tenderer å korrelere positivt med hverandre.

Stjert

Jo lengre strofelengde hannene sang med, jo høyere fargetone (λ_{Rmax}) verdi hadde hannene på halen høst 2008.

Strofelengde hadde en signifikant positivt korrelasjon med fargetone (λ_{Rmax}) ($r = 0,737$ $p = 0,037$, figur 7) (Tabell 1E).



Figur 7: Strofelengde (s) hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) ($n=8$) mot fargetone (λ_{Rmax}) hale høst 08 (nm). Punktene er markert med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n=6$) (1) og kryssfostrede ($n=2$) (2). Strofelengde og fargetone (λ_{Rmax}) hale høst 08 korrelerer positivt med hverandre.

Diskusjon

Målet med dette studiet var å undersøke om sangkvalitet hos blåmeis kunne ha en sammenheng med oppvekstmiljø og kondisjon ved oppvekst. Studiet viste at ingen oppvekst- eller kondisjonsvariable hadde noen sammenheng med repertoarstørrelse. Flere funn ble imidlertid gjort på sangytelse. Strofelengde korrelerte positivt med både vekt ved dag 15 og fargetone (λ_{Rmax}) på stjerten høsten 2008. Sangrate korrelerte positivt med karotenoidmetning (C_{car}) under oppvekst og negativt med kullstørrelse. Sangmengde ble funnet å korrelere negativt med vingelengde og positivt med fargetone (λ_{Rmax}) på hodet høsten 2008. Det viste seg også at hanner som klekket sent sang signifikant mer enn hanner som klekket tidlig.

Repertoarstørrelse

Hannenes repertoarstørrelse viste ingen korrelasjon i dette studiet verken med oppvekstforholdene (kullstørrelse og klekkedato), målene på oppvekstkondisjon (vekt, kullstørrelse, farge og tarslengde) eller variablene for kondisjon senere i livet (farge, vingelengde og vekt) benyttet i dette studiet. Det var forventet at nåværende kondisjon ikke skulle påvirke repertoarstørrelsen da det ikke er åpenbare kostnader knyttet til det å synge med et større repertoar i forhold til et lite under selve sangproduksjonen (Se blandt annet Nowicki et al., 2000; Catchpole og Slater, 2008). Det at repertoarstørrelse ikke ble påvirket av oppvekstkondisjon i dette studiet var imidlertid ikke forventet ut ifra utviklingsstresshypotesen, som foreslår at kostnadene knyttet til repertoarstørrelse betales under oppvekst ved utvikling av hjernedelene forbundet med sanglæring og sangproduksjon (Nowicki et al., 2002, 1998).

Som tidligere nevnt er det mange som har gjort studier på utviklingsstresshypotesen. Enkelte studier gir støtte til mine resultater da heller ikke de har funnet effekt av utviklingstress på sangkompleksitet hos voksne fugler (Gil et al., 2006; Brumm et al., 2009, Holveck et al., 2008). Likevel er det veldig mange som har funnet støtte og dermed ikke samsvarer med resultatene i mitt studie (Nowicki et al., 2000; Spencer et al., 2003, 2004, 2005a,b; Zann og Cash, 2008; Soma et al., 2006). Det kan imidlertid være flere grunner til at mine resultater avviker fra mange andre studiers resultater. Overnevnte studier har for det første gjort på flere ulike arter. Disse artene synger muligens på andre måter enn blåmeis, noe som blandt annet kan føre til variasjon i hvordan ulike sangtrekk er målt. Det er også sannsynlig at ulike kostnader er knyttet til sangkompleksitet hos ulike arter. Dette kan føre til

at hunnene hos andre arter får andre sangtrekkpreferanser hos hanner enn blåmeishunner har. Mange av disse studiene har i tillegg vært utført i laboratorer der stresset som påføres fuglene muligens forsterkes i forhold til i felt, blandt annet grunnet få innvirkende faktorer, og kan føre til resultater som ikke kommer tydelig frem i felt. Samlet sett er det altså vanskelig, og kanskje ikke så informativt, å direkte sammenlikne resultatene i dette studiet med resultatene i de overnevnte studiene. Det kan derfor være interessant å se på studier utført på blåmeis, for å få bedre forståelse for hva en kan forvente seg å finne hos denne arten. På denne måten blir det lettere å finne mulige forklaringer på resultatene i dette studiet og å trekke sterkere konklusjoner.

Mine resultater på repertoarstørrelse ser faktisk ut til å samsvare med resultatene i flere studier som er gjort på blåmeis, noe som er ganske interessant. Disse studiene er utført i felt på dette studiets art og resultatene deres kan dermed sammenliknes bedre med dette studiets resultater enn de tidligere nevnte studiene. I et av felstudie på blåmeis ble det funnet indikasjoner på at tarslengde korrelerte med gjennomsnittlig PPT (eng: percentage performance time, beregnet som antall strofer pluss påfølgende pause). Sangkompleksitet var ikke knyttet til verken tars eller andre mål på hannlig kondisjon som voksen. Det ble også vist at hunner som pardannet med hanner som hadde høyere sangytelse (eng: versatility, beregnet som antall sangtypebytter x antall sangtyper), startet egglegging tidligere. Sangytelse under dawnsang ser altså ut til å gi informasjon om hannlig kvalitet hos blåmeis. Studiet indikerer også at sangytelse, og ikke sangkompleksitet, kan være et trekk under seksuell seleksjon hos blåmeis (Poesel et al., 2001). Et eldre studie fant ingen slik korrelasjon mellom mål på hannlig kondisjon (inkludert tars) og sang, men strofelengde ble funnet å korrelere med overlevelse, noe som indikerer at sangytelse gjenpeiler hannlig kvalitet (Bijnens, 1988). I et annet feltstudie ble det funnet at voksen kondisjon (et samlet mål på voksen kroppsmasse og tarslengde) korrelerte positivt med sangytelse (PPT). Tarslengde ble ikke benyttet alene i dette studiet, og kan dermed ikke si noe om oppvekstmiljøets påvirkning på sang. Dette studiet brukte samme sangkompleksitetsmål som Poesel et al i 2001, men heller ikke disse fant sammenheng mellom kroppsmål og sangkompleksitet. Da senere kondisjon ikke er antatt å påvirke sangkompleksitet, var imidlertid ikke dette resultatet overraskende (Foerster et al., 2002). Det første blåmeisstudiet som tester om oppvekstforhold (kullstørrelse) påvirker sang hos blåmeis ble utført i 2006. I dette studiet fikk blandt annet noen utvalgte reir manipulert kullstørrelse. Strofebolklengde viste seg å være den eneste sangvariabelen som predikerte oppvekstforhold og denne predikerte også kjønnsratio i kullet. Dette til tross for at han målte både sangrate, strofelengde og sangkompleksitet (Antall ulike strofer dividert på antall

strofebolker). Alle sangytelsesvariablene var imidlertid korrelert med hverandre (Dreiss et al., 2006). Et omfattende studie som inneholdt både et feltstudie og en metaanalyse av alle tidligere blåmeisstudiers resultater hadde som mål å bestemme om sang er kondisjonsavhengig hos blåmeis. Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom sangkompleksitet (PC1: Tre ulike mål for sangkompleksitet ved strofevariasjon) og tarslengde eller andre kondisjonsvariable. Han fant imidlertid at strofelengde korrelerte med tarslengde og at sangintensitet (PC2: PPT, sangrate og pausevariighet) korrelerte med kroppsmasse som voksen. Dette tyder på at sangintensitet er kondisjonsavhengig (Parker et al., 2006). I motsetning til resten av studiene på blåmeis er det ett feltstudie på blåmeis som har vist god støtte for at oppvekstkondisjon (tarslengde) henger sammen med repertoarstørrelse, dette ble imidlertid kun vist i en populasjon der det var lite kjøttmeis i nærheten, noe som ble forklart med interspesifikk konkurranse (Doutrelant et al., 2000a).

Det er altså generelt lite støtte for at repertoarstørrelse reflekterer oppvekstforhold og kondisjon under oppvekst hos blåmeis, noe som støtter mine resultater. Få av disse studiene var imidlertid designet for å se på forholdet mellom oppvekst og repertoarstørrelse, med unntak av et par studier (Dreiss et al., 2006; Doutrelant et al., 2000a). Dette kan ha hatt betydning for at det ikke er sett noen sammenheng, selv om det er lite trolig at dette har hatt noen stor effekt. Tars er også den eneste variabelen som kan sammenliknes med en oppvekstvariabel i de fleste av disse studiene grunnet fokus på hannlig kondisjon generelt og ikke oppvekstkondisjon. Det er mulig de ville funnet sammenheng hvis de hadde brukt flere oppvekstvariable. Dette er imidlertid lite trolig da Dreiss et al., 2006 ikke kunne finne en slik sammenheng på tross av bruk av mål på oppvekstforhold (kullstørrelse) i tillegg til tars og vekt. En annen ting som er litt problematisk er at de fleste sangvariablene er beregnet på ulike måter i de ulike studiene (Se Parker et al., 2006: Appendix 1) selv om de ulike variablene er ment å representere de samme typene sangtrekk som jeg har benyttet i mitt studie, nemlig sangkompleksitet og sangytelse. Det er usikkert hvor stor invirkning disse forskjellene har hatt på resultatene i studiene.

Det kan tenkes at grunnen til de manglende funnene i andre studier er forskjell i beregning av sangkompleksitet eller kjøttmeistetthet. Doutrelant et al., 2000a fant som nevnt en slik sammenheng og beregnet det slik det ble i dette studiet, selv om jeg ikke fant dette. Korrelasjonen han fant mellom tarslengde og repertoarstørrelse ble imidlertid bare funnet i de tilfellene der det var få kjøttmeis i nærheten. Dette ble forklart med at blåmeis konkurrerer med kjøttmeis om lydrommet og hindrer evolusjon av sangdiversitet (repertoarstørrelse) hos blåmeis. Dette kan kanskje forklare hvorfor jeg, og eventuelt andre blåmeisstudier ikke har

funnet noen effekt på repertoarstørrelse tidligere. Det kan være generelt mye kjøttmeis i studieområdet mitt slik at blåmeis er hindret i å evolvere et stort repertoar. Hannlig kvalitet påvirker altså ikke repertoarstørrelsen grunnet begrensningen på evolusjonen, og hanner med god kvalitet kan ikke oppnå et enormt repertoar grunnet denne konkurransen. Dette betyr at repertoarstørrelsen kanskje ikke begrenses av individuell hannlig kvalitet, men heller begrensninger på evolusjonen av repertoarstørrelse generelt (Doutrelant et al., 2000a). Det er antydninger til at det i studieområdet mitt er mye kjøttmeis da blåmeisen blandt annet synger mye trillesanger, som er vist å være avhengig av kjøttmeistetthet, det er også nesten like mange blåmeispar som kjøttmeispar i området som helhet (Amrhein et al., 2008). Dette kan dermed ha hatt en betydning for evolusjonen av sang i dette området (Doutrelant et al., 2000b). Det er likevel litt overraskende, hvis det er slik at sangkompleksitet er et kvalitetsavhengig trekk hos blåmeis, at ingen andre studier på blåmeis har funnet noen slik korrelasjonen. De ulike blåmeisstudiene er jo utført i ulike populasjoner med sannsynligvis ulik tetthet av kjøttmeis. Det er heller ikke helt sannsynlig at dette bare henger sammen med at sangkompleksitet er beregnet på litt ulike måter. Da ville en i så fall kanskje forvente at Bijns i 1988 ville funnet en slik korrelasjon i og med at han beregnet repertoarstørrelse på ganske lik måte som i dette studiet, men over flere opptak per individ. I hans studie er det stor sannsynlighet for at den virkelige repertoarstørrelsen til hvert individ ble funnet (Bijns 1988).

Mangelen på studier som indikerer at sangkompleksitet reflekterer oppvekstkondisjon eller senere kondisjon hos blåmeis tilsier at mangelen på funn av korrelasjon mellom disse variablene i dette studiet kan ha noe med arten generelt å gjøre. Altså at repertoarstørrelse generelt sett ikke er et signal som henger sterkt sammen med oppvekstmiljø og kvalitet hos blåmeis. Det kan være flere grunner til dette. Blåmeis har for eksempel et ganske lite repertoar (Doutrelant et al., 2000a), noe som foreslår at det kanskje ikke er så store kostnader knyttet til det å ha et over gjennomsnittet stort repertoar hos denne arten fremfor å ha et lite et. Det å utvikle viktige hjernestrukturer som er store nok til at hannen kan lære seg mange nok sangtyper koster muligens ikke så mye at det begrenser lavkvalitetshanner. Dette igjen vil føre til at hunnene ikke kan bruke repertoarstørrelse som et ærlig signal på hannlig kvalitet og at det dermed ikke blir seksuelt selektert (Byers og Kroodsma, 2009). Alle hannene kan tilegne seg et stort sangrepertoar hvis det ikke er kostbart. Derfor ser vi ingen sammenheng mellom hannlig kondisjon eller oppvekstforhold og repertoarstørrelse. Dette er også indikert i andre studier. Nowicki et al., 2002 fant for eksempel ingen sammenheng mellom mattilgjengelighet og sangkompleksitet hos sumspurv, som også har et lite repertoar (2-4) (Nowicki et al., 2002).

Repertoarstørrelsen til blåmeis ligger på 2-8 normalt, selv om dette varierer med kjøttmeistetthet (Doutrelant et al., 2000a,b). Gjennomsnittet i min populasjon ligger på 5, noe som er ganske lite, men det er uvisst om det er lite nok til at kostnadene er overkommelige for de fleste hanner.

Så selv om mange studier har funnet at sangkompleksitet henger sammen med oppvekstmiljø hos andre arter (Nowicki et al., 2000; Spencer et al., 2003, 2004, 2005a,b; Zann og Cash, 2008; Soma et al., 2006), gjør det kanskje ikke det hos blåmeis. Det kan være ulikt om repertoarstørrelse er kondisjonsavhengig og om disse sangtrekkene reflekterer kvaliteter ved hannen som hunnen foretrekker. Det er ikke gitt at repertoarstørrelse er kondisjonsavhengig da det ikke er noen åpenbare kostnader ved dette trekket. Dermed er det ikke noe som tilsier at hunner skal basere sitt valg på det, noe som fører til at det ikke blir selektert. Enkelte studier har også foreslått at repertoarstørrelse generelt sett ikke er et seksuelt selektert trekk (Byers og Kroodsma, 2009), og dette kan jo stemme for blåmeis. Repertoarstørrelse ser jo ikke ut til være et veldig overdrevent trekk hos blåmeis, med maksimum åtte sangtyper (Doutrelant et al., 2000a). Hos blåmeis er det heller ikke, av det jeg har oppfattet, mange studier som tydelig viser at blåmeishunner foretrekker hanner med større repertoar, eller bør gjøre det. En av de som har funnet noen grunn til at hunner bør velge hanner med stort repertoar er Poesel et al., i 2004 som blant annet fant at noen av hannene i sitt studie ikke responderte på avspilling av "inntrengersang", disse hannene hadde mindre repertoar og lavere PPT enn andre hanner i studiet (Poesel et al., 2004). Dette kan bety at hannlig kvalitet er knyttet til repertoarstørrelse, men det er likevel ikke gitt at hunner foretrekker hanner med stort repertoar. Det er for eksempel mulig at andre sangtrekk er viktigere.

Mangelen på studier som viser sammenheng mellom hannlig kvalitet, repertoarstørrelse og hunnlig valg hos blåmeis, samt at dette studiet ikke kunne finne noen slik sammenheng gjør at jeg tenker meg en mulighet for at repertoarstørrelse ikke er et seksuelt selektert trekk hos blåmeis. Repertoarstørrelse er muligens knyttet til visse kostnader og kvalitet hos blåmeis, men det kan det være at andre sangvariable har større kostnader forbundet med seg og er mer sensitive for stress. Disse kan være viktigere for hunnen å velge etter da disse trekkene kanskje er korrelert med fordeler hunnen ønsker i en hann og sier mer om en hanns kvalitet. Forslag til slike sangtrekk kan være trekk for sangytelse.

Sangytelse og videre diskusjon

Sangytelse sier noe om hvor mye en hann synger og eksempler på denne typen trekk er sangrate og strofelengde, to måter en hann kan øke sangmengden sin på (Catchpole og Slater, 2008). Mål på sangytelse, spesielt sangrate, regnes ofte for å være fenotypisk plastiske trekk som gjenspeiler kondisjonen til et syngende individ der og da (Catchpole og Slater, 2008; Møller et al., 1998; Soma et al., 2006; Garamszegi et al., 2005; Garamszegi 2005; de Kogel og Prijs, 1996; Spencer et al., 2005b). Dette er blandt annet fordi sangaktivitet konkurrerer med andre viktige aktiviteter om hannens tid, slik som furasjering og å holde utkikk etter predatorer (Møller et al., 1998). En hann av dårlig kvalitet har muligens ikke råd til å ta tid vekk fra disse livsviktige aktivitetene slik en høykvalitetshann har. De metabolske kostnadene knyttet til sangaktivitet, selv om det er diskutabelt hvor høye de egentlig er (Oberweger og Goller, 2001), kan også tenkes å begrense lavkvalitets hanner fordi de ikke har råd til å betale disse kostnadene. Ytre faktorer, slik som temperatur og mattilgang (blandt annet territoriekvalitet), kan også tenkes å være påvirkende på sangytelse ved å øke kostnadene ved sang (Møller et al., 1998; Gil og Gahr, 2002; Catchpole og Slater, 2008). Dette støttes av flere studier. Sangaktivitet har for eksempel vist seg å øke med økende temperatur og dermed redusert metabolisme (Gotlander 1987). Hanner med høy sangrate har også vist seg å være i bedre nåværende kondisjon, basert på hvor vanskelig det var å fange disse i buret eller kroppsstørrelse, enn hanner med lavere sangytelse (Birkhead et al., 1998; Soma et al., 2006). I Soma et al., 2006 sitt studie korrelerte imidlertid oppvekstforholdene med det nåværende kondisjonsmålet og det er uvisst om samme resultat ville blitt oppnådd uten denne korrelasjonen (Soma et al., 2006). Basert på dette ble det derfor forventet at kondisjon ved opptak ville påvirke sangytelsestrekk mer enn kondisjon ved oppvekst, men med en mulighet for at kondisjon ved opptak påvirkes av oppvekstkondisjon og fører til en sammenheng mellom sang og nåværende kondisjon.

Sangytelsen i dette studiet ble imidlertid nesten bare påvirket av variable for oppvekstforhold (antall unger utflydd og klekkedato) og kondisjon under oppvekst (vekt ved dag 15), noe som altså ikke var helt i samsvar med de opprinnelige forventningene. I de tilfellene sangytelse faktisk viste seg å korrelere med variable for senere kondisjon, var dette i uforventede retninger. Fargevariabelen fargetone (λ_{Rmax}), målt på hode og stjert på høsten, viste seg for eksempel å korrelerte med både strofelengde (stjert) og sangmengde (hode) i helt motsatt retning av hva som var forventet, nemlig i positiv retning. Dette vil si at hanner med mer ultraviolett farge på sang mindre og med kortere strofer. Det er ventet hos blåmeis,

basert på flere studier (blandt annet Johnsen et al., 2003, Jackot og Kempenaers, 2007) at hanner med mer ultraviolett farge er hanner av bedre kvalitet og som er i bedre kondisjon. En mulig forklaring på dette kan være at fargetone (λ_{Rmax}), av ukjente årsaker, ikke reflekterer kondisjon så godt i dette studiet. Dette støttes av at fargetone (λ_{Rmax}) ikke korrelerte med noen av kondisjonsvariablene (upubliserte data). En grunn til dette kan være at fjærene er blitt slitt og skittet til etter fjærfelling og at fargen derfor ikke reflekterer hannenes virkelige kondisjon. Det ble blandt annet vist at strukturell hodefarge kan endre seg på denne måten i et studie på blåmeis, strukturell fjærfarge er nemlig sensitiv for slitasje og skitt (Delhey et al., 2006). Fargen i dette studiet ble også målt på høsten og opptaket ble tatt våren etter, mye kan ha endret seg i fargen på denne tiden (mer skittene og slitte fjær). Dette kan ha ført til at det oppstod en ulogisk korrelasjon mellom voksen fjærfarge og sang i dette studiet. Dette stemmer med at den forventede retningen ble funnet i korrelasjonen mellom sang og farge under oppvekst i dette studiet, da fjærende ikke enda har fått tid til å slites og skittes til, og dermed reflekterte faktisk kondisjon. Det kan imidlertid tenkes at hanner av god kvalitet har mer overskudd til fjærrensing enn lavkvalitetshanner (Delhey et al., 2006) og at farge dermed uansett burde reflektere hannlig kondisjon også som voksen, men det kan jo spekuleres i om høykvalitetshanner bruker mer tid på sang enn lavkvalitetshanner og at dette går på bekostning av tiden som brukes på fjærstell, spesielt hvis sang er viktigere for hunnlig valg. Tidligere studier foreslår at sang og blå/ultraviolett fjærfarge som voksen ikke er korrelert hos blåmeis (Parker et al., 2006 og Dreiss et al., 2006), og at disse trekkene muligens representerer ulike aspekter av fenotypisk kvalitet og gir ulike typer informasjon om hannlige karakteristikk, dette støtter at mine resultater ikke fant noen forventet korrelasjon mellom fjærfarge som voksen og sang. De overaskende resultatene for fargetone (λ_{Rmax}) kan tenkes å være et resultat av lav utvalgsstørrelse ($n=8$) eller andre påvirkende faktorer. Det kan også tenkes at kondisjon som voksen, selv om den skulle reflekteres i fjærfargen, ikke påvirker sangen da oppvekstkondisjon overskygger denne effekten. Dette støttes av at oppvekst syntes å påvirke sangytelse mer enn senere kondisjon i dette studiet. De overaskende resultatene støtter uansett ikke at god kondisjon som voksen gir økt sangytelse i dette studiet.

Når det gjelder sangmengde oppstod det også andre uventede resultater. Hanner som hadde tidlig klekkedato viste seg for det første å synge signifikant mindre enn de som ble klekket sent. Disse resultatene er ikke i tråd med det man ville forventet. Jeg forventet meg at unger som klekker sent får en oppvekst av dårligere kvalitet enn de som klekker tidlig, grunnet matmangel da de ikke treffer larvetoppen og konkurranse med mange andre unger som kanskje er blitt større enn disse sene ungene er rukket å bli. Klekkedato har tidligere vist

seg å være avgjørende for at ungeperioden sammenfaller med larveforekomsten i hekkesesongen. Overlevelse av ungene og vekt ved utflyvning har vist seg å påvirkes av klekkedato (Perrins, 1965). Det ville altså forventes at de som klekket sent sang mindre da disse bør være i dårligere kondisjon. Jeg kan ikke se noen åpenbare grunner til dette resultatet, men det kan likevel spekuleres i ulike muligheter. Det er mulig forholdene var så gode dette året at unger fra sene kull ikke fikk noen dårligere oppvekst, og dermed ikke noen dårligere kondisjon enn de tidlige kullene. Oppvekstforhold og kondisjon var jo ikke signifikant korrelert i mitt studie (ikkepubliserte data), noe som kan tyde på at alle klarte seg bra uavhengig av hvor mange søsken de vokste opp med. Under selve opptaket kan andre faktorer ha påvirket sangmengden da dette sangtrekket i likhet med andre sangytelsesvariable er ventet å variere med ytre faktorer (Gil og Gahr, 2002), for eksempel predatorer i nærheten (opptaker) som hannen har sett på som en trussel. Varsel ble i tillegg ikke tatt med i dette studiet, men kan tenkes å påvirke sangmengde da en hann ikke kan både synge og varsle samtidig. En truet hann vil kanskje varsle mye og synge lite, men han trenger ikke å være av dårlig kvalitet likevel. En hanns evne til å skremme vekk predatorer kan faktisk tenkes å reflektere kvalitet. Varsel burde muligens vært tatt med som en kovariat i studiet. Det kan også tenkes at resultatet er et tilfeldig resultat av lav utvalgsstørrelse ($n = 8$). Dette støttes av at denne veldig signifikante korrelasjonen bare viste seg ved kontroll for temperatur. Det er mulig jeg har for få data til å kontrollere for variable og at tilfeldige resultater derfor oppstår under kontroll. For mengde sang ble det også funnet at jo kortere vinger hannene hadde, jo mer tenderte de å synge. Dette er også direkte motsatt av forventningene da en stor vingelengde bør reflektere en stor hann som sannsynligvis er i god kondisjon (Gosler et al., 1998). Det er heller ingen åpenbar forklaring på hvorfor dette kan ha skjedd, men de samme grunnene som foregående resultat kan være medvirkende. En annen grunn kan rett og slett være at beregningen av selve variabelen ikke er gjort på optimal måte i dette studiet da to av de korrelerende kondisjonsvariablene for denne sangvariablen er i en retning som er veldig ulogisk. Mengde sang kan muligens også påvirkes av helt andre variable enn de som ble tatt høyde for i dette studie, blandt annet varsel, som ble nevnt over. Uansett hva som har vært grunnen til de uventede resultatene støtter de ikke teorien om at god oppvekst- eller senere kondisjon øker sangmengden ut ifra de variablene jeg har tatt med i mitt studie. Resultatene mine utelukker imidlertid ikke denne muligheten for andre sangytelsesvariable.

Når det gjaldt strofelengde viste det seg at jo tyngre hannene var under oppvekst, jo lengre strofer sang de med. Dette var en signifikant korrelasjon. Senere kondisjon hadde imidlertid ingen påvirkning på strofelengden. Dette er ikke helt i tråd med forventningen om

at sangytelse er et kondisjonsavhengig trekk som burde endre seg etter forholdene ved opptak. Det viser imidlertid en mulighet for at det er noe fra oppveksten som henger igjen i hannene når de vokste opp og som er uopprettelig, men som ikke syntes i kondisjonsmålene på høsten. For sangrate ble det funnet flere resultater, imidlertid var ingen av disse signifikante. Det viste seg at jo færre søsken en hann vokste opp med jo høyere sangrate tenderte de å synge med. Dette er også litt overraskende da man ikke forventer at oppvekst skal ha noe særlig å si for et trekk som forventes å ikke påvirkes bare av oppvekst uten en sammenheng med senere kondisjon. Når det gjelder fargen viste det seg også at jo høyere karotenoidmettning (C_{car}) hannene hadde i brystfargen under oppvekst, jo høyere sangrate tenderte hannene å synge med. Karotenoidmetning på våren korrelerte i tillegg signifikant med antall unger utflydd (ikkepubliserte data) og har også i tidligere studier vist seg å være kondisjonsavhengig (Johnsen et al., 2003). Sangrate ble i likhet med strofelengde ikke påvirket av senere kondisjon, i alle fall ikke direkte, noe som var ganske overaskende. Imidlertid var det ingen av oppvekstvariablene som signifikant korrelerte med variable for senere kondisjon i mitt studie (ikkepubliserte data). Hvis senere kondisjon bør påvirkes av oppvekst kan kanskje dette være en av grunnene til at jeg ikke fikk noen logisk effekt av senere kondisjon på sang hos mine hanner. Det kan også være fordi andre oppvekstforhold påvirket mer enn de jeg testet slik at jeg ikke kunne se korrelasjonen med disse oppvekstvariablene. En slik variabel kan for eksempel være kjønnsratio i reiret, som tidligere har vist seg å ha både direkte og indirekte effekt på sangytelse (Dreiss et al., 2006 og Soma et al., 2006).

Mine resultater foreslår altså at oppvekst kan ha påvirket sangytelse som voksen uten å gå via synlige oppvekstpåvirkninger på senere kondisjon. Hvordan dette har skjedd er imidlertid usikkert. Disse resultatene støttes faktisk av flere studier på andre arter som også har funnet sammenheng mellom sangytelse og oppvekst selv om flere av disse fant at oppvekst også påvirket senere kondisjon (blandt annet Buchanan et al., 2003; Spencer et al., 2003; de Kogel og Prijs, 1996; Naguib et al., 2008). de Kogel og Prijs, 1996 viste at hanner av *sundastrild* som vokste opp i små, eksperimentelt manipulerte kull, hadde høyere sangrate, bedre vekst og rødere nebbfarge som voksne (de Kogel og Prijs, 1996). På samme art ble det funnet at hanner oppvokst i små kull hadde høyere sangrate, selv om hunnene ikke foretrakk dette (Naguib et al., 2008). Aller mest interessant er det imidlertid at de fleste av de tidligere nevnte blåmeisstudiene fant sammenheng mellom sangytelse og oppvekst (tarslengde eller kullstørrelse) (Poesel et al., 2001, Dreiss et al., 2006, Parker et al., 2006). Dette støtter teorien om at oppvekst kan påvirke sangytelse hos blåmeis, selv om sammenhengen muligens kan ha oppstått av andre grunner. Enkelte studier på andre arter har imidlertid ikke funnet slike

sammenhenger til tross for at fenotypen generelt har vært påvirket av oppvekstforholdene (Spencer et al., 2005a,b; Soma et al., 2006; Bolund et al., 2010). De positive studiene gir likevel tro på at resultatene i dette studiet ikke er helt tilfeldige, tross liten utvalgsstørrelse, og at det er mulig at oppvekstforhold faktisk kan påvirke andre enn lærte sangtrekk.

Så selv om det kan tenkes at store deler ved sangytelses kostnadene betales av hannene under selve sangproduksjonen, kan det tenkes at noe betales under oppveksten på samme måte som sangkompleksitet er hypotetisert å gjøre det (Nowicki et al., 2002). Kanskje er det slik at kostnadene ved sangytelse som betales under oppvekst, i likhet med kostnadene for lærte sangtrekk, er knyttet til utviklingen av de dyre hjernedelene som er viktig for sang. Dette kan være en mulighet hos blåmeis ut ifra dette studiet og de andre blåmeisstudiene som støttet en sammenheng mellom oppvekst og sangytelse (Poesel et al., 2001; Dreiss et al., 2006; Parker et al., 2006). Et annet studie som støtter denne ideen mer direkte er et som fant at HVC- og RA-størrelsen, hjerneregioner som er viktig for sanglæring og sangproduksjon hos fugler, var assosiert med strofelengde hos stær, men ikke repertoarstørrelse (Bernard et al., 1996). I dette studiet ble imidlertid bare hjernevolumene sammenliknet mellom hanner som hadde ulik strofelengde og repertoarstørrelse. Men flere andre studier har observert en sammenheng mellom volumet i HVC og RA og stress under oppvekst. På *sundastrild* var for eksempel HVC mindre (relativt til andre hjernenuclei) hos hanner utsatt for matbegrensning eller corticosteron (Buchanan et al., 2004). Denne sammenhengen ble også vist mellom matbegrensning og enten HVCvolum eller RAvolum hos sangspurv og sumpspurv (MacDonald et al., 2006; Nowicki et al., 2002). Størrelsen på HVC har også vært knyttet til repertoarstørrelse og kondisjon (Pfaff et al., 2007), og også strofelengde (Bernard et al., 1996). I Nowicki et al., 2002 sitt studie endret imidlertid ikke repertoarstørrelsen seg som følge av minsket hjernevolum (Nowicki et al., 2002). Dette kan tyde på at HVC og RA er viktige for sangproduksjon og at en underutviklet hjerne som følge av stress tidlig i livet kan føre til at sangytelsen påvirkes senere i livet, dette uten at repertoarstørrelsen nødvendigvis påvirkes (Bernard et al., 1996, Nowicki et al., 2002). Dette støtter resultatene mine som viste at repertoarstørrelsen ikke er forbundet med oppvekstmiljø, men at sangytelse er det. Kanskje påvirkes repertoarstørrelsen mindre av en underutviklet hjerne enn sangytelsen fordi sangytelse er mer sensitivt for stress og dermed er forbundet med høyere kostnader. Repertoarstørrelsen er jo liten hos blåmeis, så det skal sannsynligvis mye til før den påvirkes i nevneverdig grad (Doutrelant et al., 2000a). Repertoarstørrelse i dette studiet var også svakt korrelert (tabell 1J) med strofelengde, noe som kan tyde på at repertoarstørrelse til dels ble påvirket av oppvekst da hanner med god oppvekstkondisjon (høy vekt ved dag 15) sang

signifikant lengre strofer, men at større kostnader (mer sensitivt) er knyttet til strofelengde siden repertoarstørrelse ikke direkte korrelerte med oppvekstkondisjon. Dette kan muligens forklare hvorfor hunner ønsker hanner med god sangytelse da det vitner om god evne til å motstå stress under oppvekst eller en god oppvekst generelt. En mekanisme bak dette kan for eksempel være at den nevralt styringen av repertoarstørrelse og sangytelse involverer ulike mekanismer som krever uavhengig hjerneplass som har ulike kostnadskrav (Garamszegi & Eens 2004). Det kan også være at sangkompleksitet generelt sett ikke henger sammen med hjernevolum hos blåmeis, som foreslått hos andre arter (Brenowitz et al., 1995, 1991), selv om sangytelse gjør det. Dette er imidlertid lite sannsynlig da repertoarstørrelse og strofelengde korrelerte. Hvis strofelengde var påvirket av hjerneutvikling er det sannsynlig at også repertoarstørrelse var det. Hos blåmeis er det så vidt meg bekjent ikke gjort direkte studier som kan si noe om hjerneutvikling under oppvekst i forhold til verken repertoarstørrelse eller sangytelse, som kan bekrefte eller avkrefte disse spekulasjonene. Det kunne imidlertid vært interessant å studiere dette videre hos blåmeis.

En annen mulighet for hvordan en dårlig oppvekst kan påvirke voksen sangytelse uten å påvirke sangrepertoaret er at spesifikke muskler nødvendig for god sangytelse ble underutviklet av en dårlig oppvekst som ikke kunne kompenseres for senere i livet. Vokal kontroll av fuglesang er jo avhengig av et veldig komplekst neuromuskulært system (Suthers et al., 1999). Hjernedelene viktig for et normalt sangrepertoar trenger muligens ikke påvirkes i like stor grad, for eksempel grunnet allokeringforskjeller av ressurser under utvikling. Dette er imidlertid litt usannsynlig da den generelle fenotypen ikke ble særlig påvirket av oppvekst i dette studiet. Da er det overraskende hvis muskler som er viktig for sangytelsen er blitt veldig påvirket.

En mer sannsynlig årsak er parasitteksponering under oppvekst. Studier har vist at parasittinfeksjoner i oppveksten kan føre til at sangytelsen (strofelengde) blir dårligere uten at repertoarstørrelsen eller den generelle fenotypen blir påvirket hos kjøttmeis (Bischoff et al., 2009). Parasittinfeksjoner ble ikke tatt med som en variabel i dette studiet, men kan potensielt ha hatt stor effekt likevel. Hvis dette er tilfelle hos blåmeis, slik det var hos kjøttmeis, som er nært beslektet, kan sangytelse potensielt fortelle en hunn om en hanns parasittineksponering under oppvekst. Det kan også fortelle noe om hans evne til å takle eller unngå parasitteksponeringen. En god evne til å takle parasitter eller unngåelse av disse kan være trekk hunnen ønsker hos sine eventuelle avkom og velger derfor slike hanner (Bischoff et al., 2009).

Oppvekstforholdene kan også ha vært veldig gode den våren hannene i dette studiet vokste opp, noe som faktisk har vist seg å stemme i dette studiet. Våren 2009, da hannene i dette studiet vokste opp var faktisk et rekordår i antall unger totalt i området. Den eventuelt store mattilgangen kan ha ført til at det ikke oppstod noen stor forskjell i repertoarstørrelse blandt individene. Hvis forholdene var veldig gode hadde kanskje alle hannene råd til å betale eventuelle kostnader knyttet til det å øke repertoarstørrelsen og å takle eventuelt stress som dukket opp, noe som vil gi lite variasjon blandt individene i sang og kondisjon. Variasjon i oppvekstforhold kreves imidlertid for å se effekter av oppvekst på fenotype og å se forskjell på høy- og lavkvalitetshanner (Talloen et al., 2010). Hvis forholdene var så gode burde det kanskje bety at sangytelsestrekkene da heller ikke ville bli påvirket av oppvekstforhold og at dette sier noe om tilfeldige resultater grunnet liten utvalgsstørrelse. Det må imidlertid ikke være slik da det er mulighet for at oppvekstforholdene var gode nok til at det ikke gikk ut over noens repertoarstørrelse, som det kanskje ikke er knyttet betydelige kostnader til, men bare sangytelsen som kan være veldig kostbar å øke. Dette kan forklare at hunnen velger hanner med høy sangytelse selv om repertoarstørrelse kanskje også er forbundet med hannlig kvalitet. Hvis det er høyere kostnad forbundet med det å øke sangytelse sier dette mye om hans gode kvalitet hvis han har betalt disse, mens for repertoarstørrelse, som kanskje har lavere kostnader, sier det kanskje ikke så mye om hans kvalitet om han klarte å betale de lave kostnadene. Det kan også ha vært betydelig konkurranse om ressurser dette året grunnet ekstremt mange unger (personlig observasjon), dette kan ha ført til at sangytelsen ble påvirket av oppvekst men at repertoarstørrelsen ikke ble grunnet de lavere kostnadene knyttet til denne variabelen. Det kan også være at blåmeis er en sensitiv art med tanke på mattilgang og karotenoidbegrensning (antall larver) og at disse derfor opplever et visst stress til tross for at det var et godt år generelt. Blåmeis har for eksempel vist seg å være mer sensitiv for karotenoidmangel enn kjøttmeis, karotenoidmangelen førte til lavere vekst hos blåmeis (Biard et al., 2006).

Generelt sett støtter overnevnte resultater at sangytelse er en bedre prediktor for hannlig kvalitet hos blåmeis enn det repertoarstørrelse er, og det kan som nevnt være grunnen til at hunnlig valg hos blåmeis ser ut til å baseres mer på sangytelse enn repertoarstørrelse. Hanner av blåmeis som får avkom utenfor forholdet synger blandt annet med lengre strofer enn hanner som bare får avkom med sin sosiale partner (Kempnaers et al., 1997), i tillegg har disse hannene høyere overlevelse (Bijnens 1988). Dette tyder altså på at hunnene foretrekker hanner med lengre strofer og at det må være en kostnad ved dette trekket som høykvalitetshanner betaler. Disse kostnadene kan muligens knyttes til både oppvekst og

senere kondisjon (Parker et al., 2006), indikert i mitt studie og andre blåmeisstudier. Strofelengdens sammenheng med hannlig overlevelse (Bijnens 1988) viser også eksempel på fordeler hunnen kan få ved å velge en hann etter dette sangtrekket (gode gener for overlevelse). Som indikert over kan det muligens også reflekteres gjennom oppvekstkondisjon ved utviklingsstress. Resultatene mine gir generelt sett støtte for hypotesen om at dårlig oppvekst kan påvirke voksen sang, men støtten må imidlertid tillegges en viss skepsis da det kan være mange andre grunner til at jeg fikk disse resultatene.

Mulig påvirkende faktorer i studiet

Selv om mange av resultatene i dette studiet gir mening i forhold til blåmeisens preferanser hos maker og i forhold til utviklingsstresshypotesen kan det hende resultatene har oppstått av ren tilfeldighet grunnet studiets utførelse og egentlig ikke burde ha oppstått. Noe som kan ha vært et problem i dette studiet er for eksempel at det er utført i felt. I felt er det mange faktorer som kan spille inn på sangprestasjonen, selv om resultatene kanskje blir mer ekte. Det er vanskelig skille ut alle disse mulige påvirkende faktorene, spesielt når man har så liten utvalgsstørrelse som dette studiet har. Selv om ingen ytre faktorer som ble tatt med i dette studiet var signifikant korrelert med sangvariablene kan det likevel være andre faktorer som påvirket eller at utvalgsstørrelsen gjorde at de eventuelle påvirkningene av variablene jeg hadde med ikke ble oppdaget. Faktorer som kan ha vært viktige under opptaket kan være sosial sammenheng, da jeg ikke tok høyde for blandt annet pågående vokaliseringer blandt hanner i nærheten, som kan ha påvirket min hanns motivasjon til å synge. Predatorer i nærheten, som tidligere nevnt i forbindelse med mengde sang, kan også ha økt sangmotivasjon. Varsel ble jo ikke tatt med i dette studiet, men mengden av denne typen vokalisering kan ha minket den virkelige sangmengden hannen skulle sunget. Hvis den som tok opptaket stod for nærme kan den for eksempel ha blitt oppfattet som en sterk trussel for blåmeisen og ført til denne responsen. Det er mange muligheter, men det er som sagt vanskelig å ta høyde for alle disse i et feltstudie med begrenset tid. Sangvariabelvalgene kan også på påvirket resultatene, det kan være at andre sangvariable enn de jeg tok med i studiet sier mer om en hanns kondisjon enn de jeg tok med og at jeg kanskje ville fått sterkere resultater hvis jeg hadde sett på de. Eksempler på slike er PPT og sangbolklengde som tidligere har vist seg å påvirkes av hannlig kondisjon hos blåmeis (Poesel et al., 2001, Dreiss et al., 2006). Det kan være at mine resultater oppstod som et resultat av en korrelasjon med mine sangytelsesvariable og disse, mer viktige, variablene. Sangbolklengde korrelerte jo

faktisk med både sangrate og strofelengde i Dreiss et al., 2006 sitt studie, selv om han ikke fant noen direkte sammenheng mellom dem og oppvekst. Et annet viktig trekk som muligens burde vært tatt med i dette studiet er hannenes evne til å lære sanger korrekt. Repertoarstørrelse (kvanititeten av det som læres) og evnen til å kopiere sang presist (kvalitet av læringen) kan nemmelig begge indikere utviklingskondisjon (Nowicki et al., 2002) og det varierer blandt arter hva som er viktigst av disse trekkene. For eksempel fant Brumm et al., 2009 at næringsbegrensning påvirket sanglæringsevne, men ikke sangkompleksitet. Det er mulig kopieringsevne reflekterer kvalitet bedre enn repertoarstørrelse hos blåmeis og at jeg heller burde sett på dette i mitt studie. Det er mulig jeg da ville funnet korrelasjon mellom oppvekst og lærte sangtrekk, noe som forsåvidt også gjelder de andre studiene på blåmeis.

Det er også mulighet for at de variablene jeg valgte til å reflektere hannlig kondisjon, både under oppvekst og ved opptak, ikke var de beste til å reflektere netopp dette. Andre variable som kunne vært viktige er kjønnsratio i reiret da det i tidligere studier på blåmeis har vist seg at sangytelse (strofebolklengde) påvirkes av antallet hanner i reiret under oppvekst (Dreiss et al., 2006). En annen ting er som nevnt parasitteksponering (Bischoff et al., 2009) eller corticosteron (Buchanan et al., 2003 og Spencer et al., 2004).

Utviklingsstress hypotesen har flere testbare prediksjoner, men jeg har kun sett på denne ene. For at denne hypotesen skal støttes er det flere andre krav som må oppfylles. Det er mulig at ikke alle disse gjør det hos blåmeis og at repertoarstørrelse derfor ikke ble påvirket av oppvelst, blandt annet om hjerneutviklingen faktisk påvirker repertoarsstørrelsen nevneverdig, slik den burde (Nowicki et al., 1998). Det kan også ha oppstått feil under målingene av blåmeisene, analyser av sang eller under opptakene som har ført til resultater som ikke burde oppstått. Det var uerfarne personer som utførte analyser og opptak så mye feil kan potensielt ha oppstått der. Det kan til og med hende at feil hanner er blitt tatt opptak av, selv om det er lite sannsynlig da veldig usikre hanner ikke ble tatt med.

Liten utvalgsstørrelse kan også ha ført til tilfeldige og lite biologisk relevante resultater. For å unngå type 2-feil ble det trukket frem tendenser opptil $p < 0,01$. Men siden det er så få individer, kan dette representere kun en mindre del av populasjonen som helhet, og det skal ikke så mange avvikende resultater til for å skape en trend i datasettet. Denne trenger ikke være reell, da man kan risikere at de få individene man sitter med representerer ekstremer i populasjonen, og hvis man tok med hele populasjonen ville trendens flate ut rundt snittet. Det skal dermed ikke mye variasjon til for å skape en trend med så få individer. Ved å benytte bonferroni-korreksjon, dvs å kontrollere for multiple sammenligninger, og dermed sette ned

signifikansnivået grunnet testing av flere like variable, viste det seg faktisk at ingen korrelasjoner lenger var signifikante.

Konklusjon

Til tross for alle de potensielt påvirkende elementene i dette studiet er det mulig at resultatene har noe reelt for seg da flere studier på blåmeis gir delvis støtte for dette. I så tilfelle er resultatene ganske interessante da det gir en viss støtte for utviklingsstresshypotesen hos blåmeis på den måten at oppvekstforhold og kondisjon under oppvekst korrelerte med sang hos voksne hanner. Repertoarstørrelse var trekket som hovedsakelig var predikert å reflektere hannlig kvalitet gjennom oppvekstforhold og kondisjon hos hannene i dette studiet (Nowicki et al, 1998), noe som imidlertid ikke ble funnet. Lave kostnader knyttet til dette trekket hos blåmeis kan være en mulig årsak. Sangytelse, som først og fremst var predikert å reflektere nåværende kondisjon hos hannene, viste seg interessant nok å reflekterte oppvekstforhold og kondisjon best i dette studiet, noe som gir en viss støtte for utviklingsstresshypotesen. Høye kostnader, som muligens betales under oppveksten og fordeler for hunnen knyttet til dette trekket hos blåmeis kan være grunnen. Det er imidlertid ikke mulig å si om hjernen faktisk ble påvirket av den dårlige oppveksten eller om det var andre forhold som førte til disse resultatene. Hjernepåvirkningen er imidlertid en viktig del av hypotesen og må vises i senere studier før en konklusjon kan taes om dette på blåmeis (Nowicki et al., 1998). Det er heller ikke sterke beviser for utviklingsstresshypotesen da flere av korrelasjonene bare var trender, men interessant er det og videre studier på dette bør utføres hos blåmeis for å kunne dra tryggere konklusjoner om dette hos denne arten.

Litteraturliste

- Alatalo R, Lundberg A (1986). Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution* **40**: 574-83.
- Amrhein V, Johannessen LE, Kristiansen L, Slagsvold T (2008). Reproductive strategy and singing activity: blue tit and great tit compared. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 1633-41.
- Andersson M (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton
- Andersson S (1999). Morphology of UV reflectance in a whistling-thrush: implications for the study of structural colour signalling in birds. *Journal of Avian Biology* **30**: 193-204.
- Andersson M (1986). Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: Sexual selection based on viability differences. *Evolution* **40**: 804-16.
- Andersson S, Örnborg J, Andersson M (1998). Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **265**: 445-50.
- Andersson S, Prager M (2006). Quantifying colors. I *Bird coloration: mechanisms and measurements* (red. Hill GE, McGraw KJ). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. **1**: 41-90.
- Baker MC, Bjerke TK, Lampe H, Yngve E (1986). Sexual response of female great tits to variation in size of males' song repertoires. *The American Naturalist* **128**: 491-98.
- Berg ML, Beintema NH, Welbergen JA, Komdeur J (2005). Singing as a handicap: the effects of food availability and weather on song output in the australian reed warbler *Acrocephalus australis*. *Journal of Avian Biology* **36**: 102-10.
- Bernard DJ, Eens M, Ball GF (1996). Age- and behavior-related variation in volumes of song control nuclei in male european starlings. *Journal of Neurobiology* **30**: 329-39.
- Biard C, Surai PF, Møller AP (2006). Carotenoid availability in diet and phenotype of blue and great tit nestlings. *Journal of Experimental Biology* **209**: 1004-15.
- Bijnens L (1988). Blue tit *Parus caeruleus* song in relation to survival, reproduction and biometry. *Bird Study* **35**: 61-67.

- Bijnens L, Dhondt AA (1984). Vocalizations in a Belgian blue tit, *Parus c. caeruleus*, population. *Le Gerfaut* **74**: 243-69.
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ (1998). Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **44**: 179-91.
- Bischoff LL, Tschirren B, Richner H (2009). Long-term effects of early parasite exposure on song duration and singing strategy in great tits. *Behavioral Ecology* **20**: 265-70.
- Bolund E, Schielzeth H, Forstmeier W (2010). No heightened condition dependence of zebra finch ornaments - a quantitative genetic approach. *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 586-97.
- Brenowitz EA (1997). Comparative approaches to the avian song system. *Journal of Neurobiology* **33**: 517-31.
- Brenowitz EA, Lent K, Kroodsma DE (1995). Brain space for learned song in birds develops independently of song learning. *Journal of neuroscience* **15**: 6281-86.
- Brenowitz EA, Nalls B, Wingfield JC, Kroodsma DE (1991). Seasonal changes in avian song nuclei without seasonal changes in song repertoire. *Journal of neuroscience* **11**: 1367-74.
- Brumm H, Zollinger SA, Slater PJB (2009). Developmental stress affects song learning but not song complexity and vocal amplitude in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**: 1387-95.
- Buchanan KL, Spencer KA, Goldsmith AR, Catchpole CK (2003). Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **270**: 1149-56.
- Buchanan KL, Leitner S, Spencer KA, Goldsmith AR, Catchpole CK (2004). Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **271**: 2381-86.
- Byers BE, Kroodsma DE (2009). Female choice and songbird song repertoires. *Animal behaviour* **77**: 13-22.
- Caro SP, Lambrechts MM, Balthazart J (2005). Early seasonal development of brain song control nuclei in male Blue Tits. *Neuroscience Letters* **386**: 139-44.

- Catchpole CK, Slater PJB (2008). *Bird song: Biological themes and variations*, 2nd.edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- de Kogel CH, Prijs HJ (1996). Effects of brood size manipulations on sexual attractiveness of offspring in the zebra finch. *Animal Behaviour* **51**: 699-708.
- Delhey K, Peters A, Hojnson A, Kempenaers B (2006). Seasonal changes in blue tit crown color: do they signal individual quality? *Behavioral Ecology* **17**: 790–98.
- Dhondt AA (1982). Heritability of blue tit tarsus length from normal and cross-fostered broods. *Evolution* **36**: 418-19.
- Doutrelant C, Leitao A, Giorgi M, Lambrechts MM (1999). Geographical variation in blue tit song, the result of an adjustment to vegetation type? *Behaviour* **136**: 481-93.
- Doutrelant C, Blondel J, Perret P, Lambrechts M (2000a): Blue tit song repertoire size, male quality and interspecific competition. *Journal of Avian Biology* **31**: 360-66.
- Doutrelant C, Leitao A, Otter K, Lambrechts MM (2000b). Effect of blue tit song syntax on great tit territorial responsiveness – an experimental test of the character shift hypothesis. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **48**: 119-24.
- Dreiss A, Richard M, Moyen F, White J, Møller AP, Danchin E (2006). Sex ratio and male sexual characters in a population of blue tits, *Parus caeruleus*. *Behavioral Ecology* **17**: 13-9.
- Fitzpatrick S (1998). Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feather. *Annales Zoologici Fennici* **35**: 67-77.
- Foerster K, Poesel A, Kune H, Kempenaers B (2002). The natural plasma testosterone profile of male blue tits during the breeding season and its relation to song output. *Journal of Avian Biology* **33**: 269-275.
- Galeotti P, Saino N, Sacchi R, Møller AP (1997). Song correlations with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal behaviour* **53**: 687-700.
- Garamszegi LZ (2005). Bird song and parasites. *Animal Behaviour* **59**: 167-80.

- Garamszegi LZ, Eens M (2004). The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecology Letters* **7**: 1216-24.
- Garamszegi LZ, Heylen D, Møller AP, Eens M, de Lope A (2005). Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**: 580-91.
- Garnett MC (1981): Body size, its heritability and influence on juvenile survival among great tits, *Parus major*. *Ibis* **123**: 31-41.
- Gil D, Gahr M (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 133-41.
- Gil D, Naguib M, Riebel K, Rutstein A, Gahr M (2006). Early condition, song learning, and the volume of song brain nuclei in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology* **66**:1602–12.
- Gosler AG, Harper DGC (2000). Assessing the heritability of body condition in birds: a challenge exemplified by the Great Tit *Parus major* L. (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society* **71**: 103-17.
- Gosler AG, Greenwood JJD, Baker JK, Davidson NC (1998). The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee. *Bird Study* **45**: 92-103.
- Gottlander K (1987). Variation in the song rate of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Animal Behaviour* **35**: 1037-43.
- Grafen A (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* **144**: 517-46.
- Haftorn S (1971). *Norges fugler*. Universitetsforlaget, Oslo.
- Hailman JP (1977). *Optical signals*. Indiana University Press, Bloomington.
- Hasselquist D (1998). Polygyny in the great reed warbler: a long term study of factors contributing to male fitness. *Ecology* **79**: 2376-90.

- Hasselquist D, Bensch S, von Schantz T (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* **381**: 229-32.
- Holveck MJ, Castro AC, Lachlan RF, ten Cate CJ, Riebel K (2008): Accuracy of song syntax learning and singing consistency signal early condition in zebra finches. *Behavioral Ecology* **19**: 1267-81.
- Hovorka MD, Robertson RJ (2000). Food stress, nestling growth, and fluctuating asymmetry. *Canadian Journal of Zoology* **78**: 28-35.
- Isaksson C, Andersson S (2008). Oxidative stress does not influence carotenoid mobilization and plumage pigmentation. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **275**: 309-14.
- Jackot A, Kempenaers B (2007). Effects of nestling condition on UV plumage traits in blue tits: an experimental approach. *Behavioral Ecology* **18**: 34-40.
- Johannessen LE, Slagsvold T, Hansen BT (2006). Effects of social rearing conditions on song structure and repertoire size: experimental evidence from the field. *Animal Behaviour* **72**: 83-95.
- Johnsen A, Delhey K, Andersson S, Kempenaers B (2003). Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **270**: 1263-70.
- Kempenaers B, Verheyen GR, Dhondt AA (1997). Extra-pair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics and offspring quality. *Behavioral Ecology* **8**: 481-92.
- Kempenaers B, Verheyen GR, Van den Broeck M, Burke T, Van Broeckhoven C, Dhondt AA (1992). Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* **357**: 494-96.
- Kirkpatrick M, Ryan MJ (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**: 33-38.
- Lambrechts M, Dhondt AA (1986). Male quality, reproduction and survival in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**: 57-63

- Lindén M (1988). Reproductive trade-off between first and second clutches in the great tit *Parus major*: an experimental study. *Oikos* **51**: 285-290.
- MacDonald IF, Kempster B, Zanette L, MacDougall-Shackleton SA (2006). Early nutritional stress impairs development of song-control brain regions in juvenile male and female song sparrows (*Melospiza melodia*) at the onset of song learning. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **273**: 2559–64.
- Mace R (1989). The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. *Nature* **330**: 745-46.
- McGregor PK, Krebs JR, Perrins CM (1981). Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus Major*). *The American Naturalist* **118**: 149-59.
- Merilä J, Wiggins DA (1995). Offspring number and quality in the blue tit: a quantitative genetic approach. *Journal of Zoology* **237**: 615–23.
- Merilä J, Fry JD (1998). Genetic variation and causes of genotype-environment interaction in body size of blue tits. *Genetics* **148**: 1233-44.
- Møller AP, Saino N, Taramino G, Galeotti P, Ferrario S (1998). Paternity and multiple signaling: Effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. *The American Naturalist* **151**: 236-42.
- Møller AP, Biard C, Blount JD, Houston DC, Ninni P, Saino N, Surai PF (2000). Carotenoid-dependent signals: Indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews* **11**: 137-59.
- Naguib M, Heim C, Gil D (2008). Early developmental conditions and male attractiveness in zebra finches. *Ethology* **114**: 255–61.
- Nottebohm F (1981). A brain for all seasons: cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science* **214**: 1368-70.
- Nowicki S, Searcy WA (2004). Song function and the evolution of female preferences: Why birds sing and why brains matter. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**: 704-23.

- Nowicki S, Searcy WA (2005). Song and mate choice in birds: how the development of behavior helps us understand function. *Auk* **122**: 1-14.
- Nowicki S, Peters S, Podos J (1998). Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist* **38**:179-90.
- Nowicki S, Searcy WA, Peters S (2002). Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the “nutritional stress hypothesis”. *Journal of Comparative Physiology, series A* **188**: 1003-14.
- Nowicki S, Hasselquist D, Bensch S, Peters S (2000). Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **267**: 2419-24.
- Nur N (1984). The consequences of brood size for breeding blue tits II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. *Journal of Animal Ecology* **53**: 497-517.
- Oberweger K, Goller F (2001). The metabolic cost of birdsong production. *The Journal of Experimental Biology* **204**: 3379-85.
- Parker TH, Barr I, Griffith SC (2006). The blue tit’s song is an inconsistent signal of male condition. *Behavioral Ecology* **17**: 1029-40.
- Partali V, Liaaen-Jensen S, Slagsvold T, Lifjeld JT (1987). Carotenoids in food chain studies II. The food chain of *Parus* spp. monitored by carotenoid analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B: Comparative biochemistry* **82B**:767–72.
- Perrins CM (1965). Population fluctuations and clutch size in the Great Tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* **34**: 601-47.
- Perrins CM (1979). *British tits*. William Collins Sons & Co, London
- Perrins CM, McCleery RH (2001). The effect of fledging mass on the lives of great tits *Parus major*. *Ardea* **89**: 135-42.
- Pfaff JA, Zann L, MacDougall-Shackleton SA, MacDougall-Shackleton EA (2007). Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **274**: 2035–40.

- Poesel A (2004). Singing in territorial defence and mate choice in the blue tit *Parus caeruleus*. Ph.D thesis, University of Copenhagen.
- Poesel A, Foerster K, Kempenaers B (2001). The dawn song of the blue tit *Parus caeruleus* and its role in sexual selection. *Ethology* **107**: 521-31.
- Poesel A, Dabelsteen T, Pedersen SB (2004). Dawn song of male blue tits as a predictor of competitiveness in midmorning singing interactions. *Acta Ethologica* **6**: 65-71.
- Prum RO, Andersson S, Torres RH (2003). Coherent scattering of ultraviolet light by avian feather barbs. *The Auk* **120**: 163-70.
- Reid ML (1987). Costliness and reliability in the singing vigour of ipswich sparrows. *Animal Behaviour* **35**: 1735-43.
- Searcy WA, Yasukawa K (1996). Song and female choice. I *ecology and evolution of acoustic communication in birds* (red. Kroodsma DE, Miller EH). Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York og London **1**: 454-73.
- Searcy WA, Peters S, Nowicki S (2004). Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology* **35**: 269-79.
- Siikamäki P (1998). Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. *Ecology* **79**: 1789-96.
- Slagsvold T (1977). Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather and environmental phenology. *Ornis Scandinavica* **8**: 197-222.
- Slagsvold T, Lifjeld JT (1985). Variation in plumage color of the great tit *Parus major* in relation to habitat season and food. *Journal of Zoology* **206**: 321-28.
- Slagsvold T, Lifjeld JT (1990). Influence of male and female quality on clutch size in tits (*Parus* spp.). *Ecology* **71**: 1258-66.
- Slagsvold T, Hansen BT (2001). Sexual imprinting and the origin of obligate brood parasitism in birds. *The American Naturalist* **158**: 354-67.
- Slagsvold T, Wiebe KL (2007). Learning the ecological niche. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **274**: 19 - 23.

- Slagsvold T, Dale S, Saetre GP (1994). Dawn singing in the great tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defense. *Behaviour* **131**: 115-38.
- Slagsvold T, Hansen BT, Johannessen LE, Lifjeld JT (2002). Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **269**: 1449-55.
- Smith HG, Källander H, Nilsson JA (1987). Effects of experimentally altered brood-size on frequency and timing of second clutches in the great tit. *Auk* **104**: 700-06.
- Soma M, Takahasi M, Ikebuchi M, Yamada H, Suzuki M, Hasegawa T, Okanoya K (2006). Early rearing conditions affect the development of body size and song in bengalese finches. *Ethology* **112**: 1071-78.
- Spencer KA, Buchanan KL, Goldsmith AR, Catchpole CK (2004). Developmental stress, social rank and song complexity in the european starling (*Sturnus vulgaris*). *Biology Letters* **271**: 121-23.
- Spencer KA, Buchanan KA, Goldsmith AR, Catchpole CK (2003). Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and behavior* **44**: 132-39.
- Spencer KA, Buchanan KA, Leitner S, Goldsmith AR, Catchpole CK (2005a). Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* **272**: 2037-43.
- Spencer KA, Wimpenny JH, Buchanan KL, Lovell PG, Goldsmith AR, Catchpole CK (2005b). Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **58**: 423-28.
- Steward IF (1963). Variation of wing length with age. *Bird study* **10**: 1-9.
- Suthers RA, Goller F, Pytte C (1999). The neuromuscular control of bird song. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B* **272**: 2037-43.
- Talloon W, Lens L, van Dongen S, Adriansen F, Matthysen E (2010). Mild stress during development affects the phenotype of great tit *Parus major* nestlings: a challenge experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* **100**: 103-10.

- Thomas RJ (1999). Two tests of a stochastic dynamic programming model of daily singing routines in birds. *Animal Behaviour* **57**: 277-84.
- Tinbergen JM (1987). Costs of reproduction in the great tit: intra-seasonal costs associated with brood-size. *Ardea* **75**: 111-22.
- van Noordwijk AJ, van Balen JH, Scharloo W (1988). Heritability of body size in a natural population of the great tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. *Genetical Research* **51**: 149–62.
- Ward S, Lampe HM, Slater PJB (2004). Singing is not energetically demanding for pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* **15**: 477-84.
- Zahavi A (1975). Mate selection – A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**: 205-14.
- Zann R, Cash E (2008). Developmental stress impairs song complexity but not learning accuracy in non-domesticated zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 391-400.

Vedlegg

Vedlegg A

Tabell 1A: Antall individer, gjennomsnitt, standardavvik, og minimums/-maksimumsverdier for numeriske data på oppvekst, senere kondisjon, fitness og dawnsang hos blåmeis.

	Variabel	Gj.snitt	SD	n	Min	Maks
Oppvekst^e	Vekt d15 (g)	11,74	0,30	8	11,30	12,10
	Ytre halefjær (mm)	18,13	4,13	8	9	21,50
	Antall utflydd	7,13	2,10	8	3	10
	Tarslengde (mm)	179,81	12,32	8	163,50	200
Senere kondisjon^{fg}	Vingelengde (mm)	676,56	6,54	8	670	687,50
	Vekt (g)	114,67	6,46	8	102,67	124,67
Fitness^g	Dato 1. egg ^{b*}	26,63	1,92	8	23	29
Dawnsang^g	Repertoarstørrelse	5,25	1,49	8	3	8
	Mengde sang ^d (%)	19,45	5,38	8	9,01	23,8
	Strofelengde (s)	1,52	0,30	8	1,19	2,10
	Sangrate ^c	8	2,55	8	3,45	12,03
	Temperatur kl. 05 (C°)*	5,85	2,8	8	2,4	9,7
	Min. temperatur kl. 00-05 (C°)	5,55	2,86	8	2,30	9,50
	Maks. temperatur dagen før (C°)*	15,88	2,81	8	12,20	20,60
	Vindhastighet (m/s)*	2,14	1,83	8	0,20	6,10
	Opptaksdato relativt til egglegging ^a	5	2	8	1	9
	Dato opptak ^b	31,13	4,02	8	25	38

* Benyttes ikke i videre analyser ^a 1 = dato første egg ^b 1 = 1.april ^c antall strofer per minutt ^d prosent sang per tid sunget ^e vår 2008 ^f høst 2008 ^g vår 2009.

Vedlegg B

Tabell 1B: gruppenummer, utvalgsstørrelse, gjennomsnitt og standardavvik for kategoriske data på oppvekst, dawnsang og hannkategorier hos blåmeis.

	Variabel	Gruppe					
		nummer	n _{tot}	Gj.snitt	SD	n _{gr.1}	n _{gr.2}
Oppvekst^f	Klekkedato ^h	1/2 ^a	8	22	5,07	6	2
Dawnsang^g	Skydekke*	1/2 ^b	8	2,75	0,16	2	6
	Antall blåmeisreir <100 m	1/2 ^c	8	1,63	0,92	3	5
	Antall kjøttmeisreir <100 m	1/2 ^c	8	1,75	0,89	2	6
Kategori	Bigamist	1/2 ^d	8	1,25	0,46	6	2
	Hanngruppe	1/2 ^e	8	1,25	0,46	6	2

* Benyttes ikke i videre analyser ^a 1 = 18.-21. mai 2 = 22.mai – 2.juni ^b 1 = sol/lettskyet, 2 = delvis skyet/skyet ^c 1 = 0-1, 2 = 2-3 ^d 1 = nei, 2 = ja ^e 1 = Kontroll, 2 = Kryssfostret ^f vår 2008 ^g vår 2009 ^h 1 = 1.mai

Vedlegg C

Tabell 1C: gjennomsnitt, standardavvik, utvalgsstørrelse og minimums/-maksimumsverdier for fargevariabler målt våren 2008 og høsten 2008 hos kjøttmeis

	Sted	Variabel	Gj.snitt	SD	n	Min	Maks
Vår 2008	Hode	Lysstyrke ^{a*}	19,54	2,50	8	15,79	23,18
		Karotkroma ^b	0,50	0,07	8	0,38	0,58
		Fargetone ^c	502,03	2,45	8	497,61	505,21
	Stjert	Fargetone ^d	420,88	129,26	8	349,79	700,10
		UVKroma	0,23	0,01	8	0,20	0,25
		Lysstyrke ^{a*}	7,14	1,81	8	5,08	10,80
		Kroma	0,51	0,54	8	0,17	1,81
	Bryst	Lysstyrke ^{a*}	19,63	3,79	8	15,53	25,93
		Karotkroma ^b	0,65	0,08	8	0,47	0,71
		Fargetone ^c	405,47	18,21	8	377,71	428,99
	Hode	Fargetone ^d	355,29	5,59	8	349,79	364,75
		UVKroma	0,32	0,01	8	0,30	0,34
		Lysstyrke ^{a*}	10,90	2,24	8	7,26	14,03
		Kroma	1,06	0,09	8	0,88	1,17
Høst2008	Stjert	Fargetone ^d	422,19	1,81	8	420,16	425,39
		UVKroma	0,23	0,004	8	0,23	0,24
		Lysstyrke ^{a*}	11,64	1,59	8	10,09	14,12
		Kroma ^e	0,51	0,08	8	0,44	0,67

* Benyttes ikke i videre analyser ^a R_{av} ^b C_{car} ^c λ_{R50} ^d λR_{max} ^e C_{max}

Vedlegg D

Tabell 1D: Resultater av enkel korrelasjonsanalyse mellom sangvariabler og kontinuerlige variabler for oppvekst, senere kondisjon og dawnsang hos blåmeis.

		<u>Repertoar- størrelse</u>			<u>% mengde sang^c</u>		<u>Strofelengde (s)</u>		<u>Sangrate^d</u>	
	Variabel	n	r	p	r	p	r	p	r	p
Oppvekst^a	Vekt d15 (g)	8	0,43	0,29	0,29	0,493	0,65	0,079*	-0,14	0,743
	Ytre halefjær (mm)	8	0,06	0,88	-0,05	0,908	0,58	0,134	-0,44	0,272
	Antall utflydd	7	0,03	0,94	-0,62	0,102	0,08	0,860	-0,65	0,076*
	Tarslengde (mm)	8	-0,38	0,36	-0,43	0,294	0,21	0,617	-0,53	0,179
Senere kondisjon^{fg}	Vingelengde (mm)	8	-0,45	0,26	-0,65	0,084*	-0,07	0,866	-0,59	0,126
	Vekt (g)	8	-0,51	0,19	0,31	0,452	-0,57	0,142	0,54	0,168
Dawnsang^g	Min.temperatur kl. 00-05 (C°)	8	0,15	0,72	0,40	0,33	0,362	0,379	0,19	0,662
	Dato opptak ^a Opptaksdato relativt til egglegging ^b	8	0,26	0,54	0,20	0,644	0,175	0,678	0,09	0,840
		8	0,52	0,19	0,20	0,631	0,604	0,113	-0,15	0,722

* p < 0,1 ^a 1=1.april ^b 1 = Dato første egg ^c Prosent sang per tid sunget ^d Antall strofer per minutt ^e vår 2008 ^f høst 2008 ^g vår 2009

Vedlegg E

Tabell 1E: Resultater av enkel korrelasjonsanalyse mellom sangvariabler og variabler for farge våren 2008 og høsten 2008 hos blåmeis.

	Sted	Variabel	n	Repertoar- størrelse		% mengde sang ^e		Strofelengde (s)		Sangrate ^f	
				r	p	r	p	r	p	r	p
Vår 2008	Bryst	Karotkroma ^a	8	-0,13	0,764	0,62	0,103	-0,16	0,7	0,68	0,063*
		Fargetone ^b	8	-0,05	0,899	0,38	0,352	-0,33	0,426	0,58	0,135
	Stjert	Fargetone ^c	8	0,00	0,993	-0,12	0,77	-0,42	0,299	0,23	0,593
		UVKroma	8	-0,11	0,792	0,24	0,573	0,35	0,39	-0,07	0,876
		Kroma ^d	8	-0,07	0,867	0,32	0,446	-0,42	0,302	0,62	0,104
Høst 2008	Bryst	Karotkroma ^a	8	-0,27	0,513	0,57	0,139	0,03	0,938	0,45	0,259
		Fargetone ^b	8	0,15	0,725	0,12	0,77	0,25	0,559	-0,05	0,899
	Hode	Fargetone ^c	8	-0,14	0,734	0,64	0,086*	0,38	0,349	0,37	0,366
		UVKroma	8	0,08	0,849	-0,12	0,77	-0,16	0,713	-0,02	0,955
		Kroma ^d	8	0,05	0,901	-0,14	0,746	-0,01	0,975	-0,12	0,774
	Stjert	Fargetone ^c	8	0,33	0,427	0,08	0,844	0,74	0,037**	-0,37	0,365
		UVKroma	8	-0,04	0,928	0,02	0,966	-0,61	0,106	0,46	0,247
		Kroma ^d	8	0,34	0,414	0,33	0,431	-0,15	0,723	0,47	0,241

* p < 0,1 ** p < 0,05 ^a C_{car} ^b λ_{R50} ^c λR_{max} ^d C_{max} ^e Prosent sang per tid sunget^f Antall strofer per minutt

Vedlegg F

Tabell 1F: Resultater av to-utvalgsttest mellom sangvariabler og kategoriske variabler for oppvekst, dawnsang og hannkategori hos blåmeis.

	Variabel	Gruppe nummer	n	<u>Repertoar- størrelse</u>		<u>% mengde sang^b</u>		<u>Strofelengde (s)</u>		<u>Sangrate^c</u>	
				t/f	p	t	p	t	p	t	p
Oppvekst^h	Klekkedato	1/2 ^d	8	-0,14	0,891	-1,88	0,133	0,38	0,72	-1,64	0,176
Dawnsangⁱ	Antall blåmeisreir <100m	1/2 ^e	8	0,12 ^a	0,742	1,15	0,303	-1,05	0,35	1,82	0,142
	Antall kjøttmeisreir <100m	1/2 ^e	8	1,06	0,482	1,54	0,184	2,47	0,25	-0,61	0,57
Kategori	Bigamist	1/2 ^f	8	0,28	0,808	4,89	0,129	0,56	0,61	2,71	0,225
	Hanngruppe	1/2 ^g	8	-0,39	0,719	-1,47	0,201	-0,68	0,53	-0,49	0,645

^a = f-verdi ^b Prosent sang per tid sunget ^c Antall strofer per minutt ^d 1 = 18.-21. mai 2 = 22.mai –

2.juni ^e 1 = 0-1, 2 = 2-3 ^f 1 = nei, 2 = ja ^g 1 = kontroll, 2 = kryssfostret ^h vår 2008 ⁱ vår 2009

^j 1 = 1.mai

Vedlegg G

Tabell 1G: Resultater av multipl regressjonsanalyse mellom sangvariabler og kontinuerlige variabler for oppvekst, senere kondisjon og dawnsang kontrollert for minimumstemperatur kl.00-05 hos blåmeis.

		<u>Repertoar- størrelse</u>				<u>% mengde sang^a</u>	<u>Strofelengde (s)</u>		<u>Sangrate^b</u>	
	Variabel	n	t	p	t	p	t	p	t	p
Oppvekst^c	Vekt dag 15 (g)	8	1,21	0,28	1,01	0,359	2,99	0,03**	-0,23	0,824
	Ytre halefjær (mm)	8	0	1	-0,60	0,574	1,30	0,25	-1,60	0,169
	Antall utflydd	7	0,10	0,92	-1,89	0,118	0,24	0,818	-1,95	0,108
	Tarslengde (mm)	8	-1,05	0,34	-1,58	0,175	0,32	0,763	-1,66	0,158
Kondisjon^{fg}	Vingelengde (mm)	8	-1,13	0,31	-2,12	0,087*	-0,14	0,894	-1,64	0,163
	Vekt (g)	8	-1,31	0,25	1,72	0,146	-1,24	0,27	2,30	0,07*
Dawnsang^g	Dato opptak ^c	8	0,76	0,48	0,85	0,434	0,74	0,49	0,34	0,75
	Opptaksdato relativt til egglegging ^d	8	1,45	0,21	0,61	0,569	2,12	0,087*	-0,31	0,772

* p < 0,1 ** p < 0,05 ^a Prosent sang per tid sunget ^b Antall strofer per minutt ^c
¹=1.april ^d 1 = Dato første egg ^e vår 2008 ^f høst 2008 ^g vår 2009

Vedlegg H

Tabell 1H: Resultater av multipel regressjonsanalyse mellom sangvariabler og variabler for farge kontrollert for minimumstemperatur kl.00-05 hos blåmeis.

	Sted	Variabel	n	Repertoar- størrelse		% mengde sang ^a		Strofelengde (s)		Sangrate ^b	
				t	p	t	p	t	p	t	p
Vår 2008	Bryst	Karotkroma ^a	8	-0,52	0,624	1,41	0,218	-0,98	0,37	2,10	0,09*
		Fargetone ^b	8	-0,26	0,802	0,65	0,543	-1,38	0,23	1,49	0,196
	Stjert	Fargetone ^c	8	0,09	0,929	-0,08	0,942	-0,89	0,41	0,65	0,542
		UVKroma	8	-0,38	0,716	0,29	0,78	0,63	0,55	-0,30	0,778
		Kroma ^d	8	-0,15	0,89	0,87	0,423	-1,07	0,33	1,84	0,125
Høst 2008	Bryst	Karotkroma ^a	8	-0,85	0,435	1,30	0,251	-0,25	0,82	1,04	0,345
		Fargetone ^b	8	0,26	0,807	0,05	0,96	0,11	0,92	0,86	0,428
	Hode	Fargetone ^c	8	-0,95	0,388	1,53	0,186	0,42	0,69	0,85	0,436
		UVKroma	8	0,58	0,588	0,48	0,654	0,28	0,79	0,31	0,771
		Kroma ^d	8	0,45	0,672	0,37	0,73	0,70	0,51	-0,01	0,99
	Stjert	Fargetone ^c	8	0,69	0,52	-0,17	0,872	2,17	0,082*	-1,23	0,273
		UVKroma	8	-0,10	0,926	0,02	0,987	-2,01	0,1	1,18	0,29
		Kroma ^d	8	0,85	0,433	0,96	0,382	-0,29	0,79	1,27	0,259

* p < 0,1 ^a Prosent sang per tid sunget ^b Antall strofer per minutt ^a C_{car} ^b λ_{R50} ^c λR_{max} ^d C_{max}

Vedlegg I

Tabell 1I: Resultater av general linear models (GLM) analyse mellom sangvariabler og kategoriske variabler for oppvekst, dawnsang og hannkategori med minimumstemperatur kl:00-05 som kovariat hos blåmeis.

			<u>Repertoar- størrelse</u>			<u>% mengde sang^a</u>		<u>Strofelengde (s)</u>		<u>Sangrate^b</u>	
	Variabel	Gruppe nummer	n	f	p	f	p	f	p	f	p
Oppvekst^g	Klekkedato	1/2 ^c	8	0,11	0,759	17,49	0,009*** ^T	0,01	0,922	6,20	0,055*
Dawnsang^h	Antall Blåmeis- reir <100m	1/2 ^d	8	0,12	0,747	0,72	0,436	1,23	0,319	2,60	0,168
	Antall Kjøttmeis- reir <100m	1/2 ^d	8	1,68	0,252	0,35	0,578	8,3	0,035**	0,22	0,661
Kategori	Hanngruppe	1/2 ^e	8	0,22	0,656	3,34	0,127	1,2	0,324	0,31	0,6
	Bigamist	1/2 ^f	8	0	0,95	41.63	0.001***	0	0,974	8.45	0.034**

* p < 0,1 ** p < 0,05 *** p < 0,01 ^a Prosent sang per tid sunget ^b Antall strofer per minutt

^c 1 = 18.-21. mai 2 = 22.mai – 2.juni ^d 1 = 0-1, 2 = 2-3 ^e 1 = kontroll, 2 = kryssfostret ^f 1 = nei, 2 = ja ^g vår 2008 ^h vår 2009 ⁱ 1 = 1.mai ^T = temperatur signifikant

Vedlegg J

Tabell 1J: Resultater av enkel korrelasjonsanalyse av sangvariablene mot hverandre hos blåmeis.

Variabel	n	<u>Repertoar-størrelse</u>		<u>% mengde ^a sang</u>		<u>Sangrate^b</u>	
		r	p	r	p	r	p
Repertoarstørrelse	8	-	-	0,039	0,926	-	-
strofelengde (s)	8	0,6	0,084*	0,155	0,714	-0,43	0,289
Sangrate	8	-0	0,523	0,817	0,013**	-	-

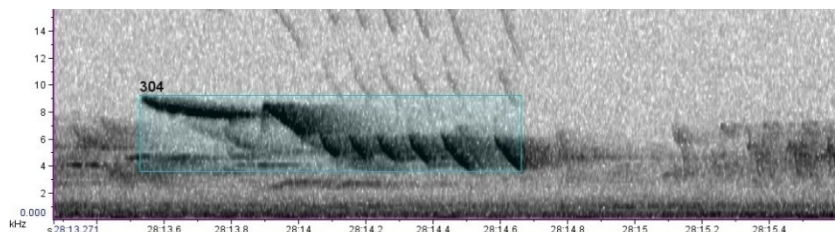
* p < 0,1 ** p < 0,05 ^a Prosent sang per tid sunget ^b Antall strofer per minutt

Vedlegg K

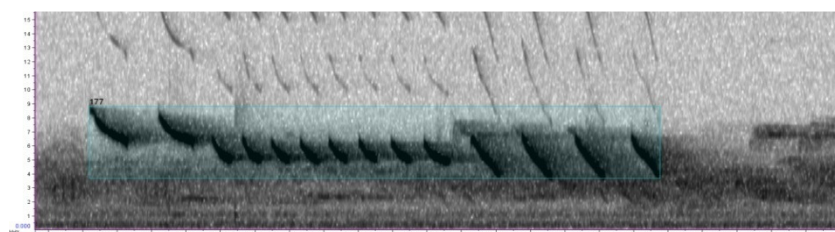
SANGTYPE KARTOTEK

Spektrogrammene er laget i Raven Pro 1.3.

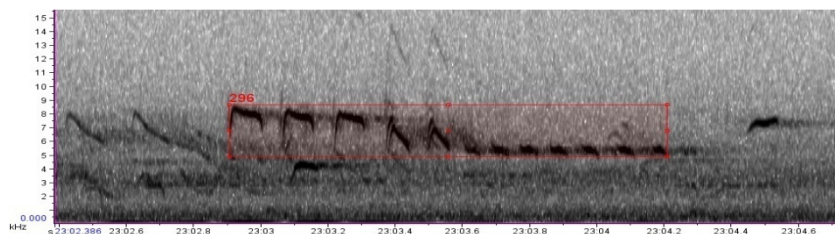
Triller: Sanger som består av 2-3 ulike elementer og antall i en av disse elementene varierer fra sang til sang. Synges som oftest en og en (personlig observasjon).



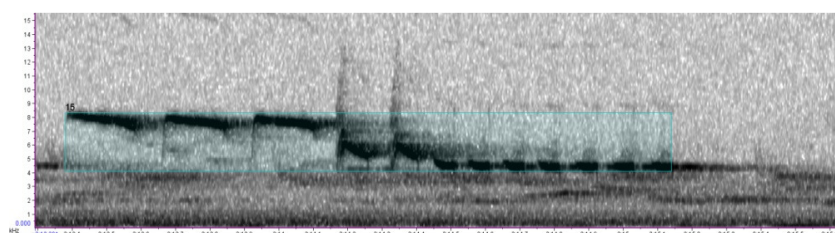
Figur 1K: Sangtype A hos blåmeis



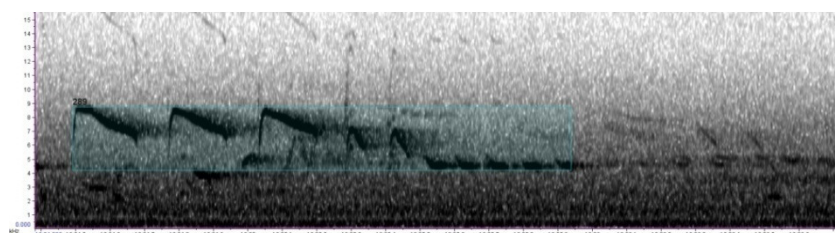
Figur 2K: Sangtype B hos blåmeis

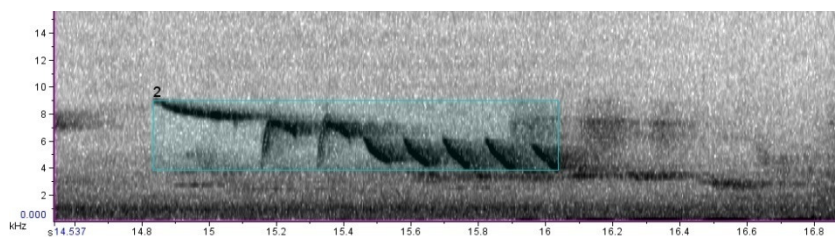
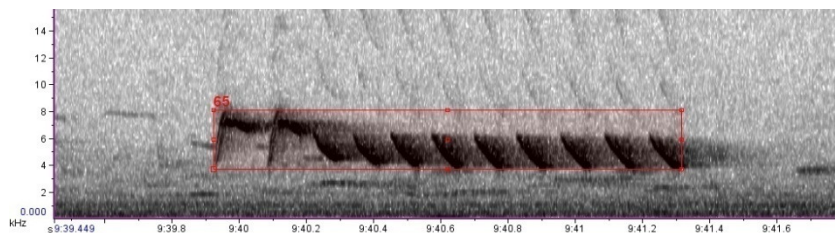


Figur 3K: Sangtype C hos blåmeis

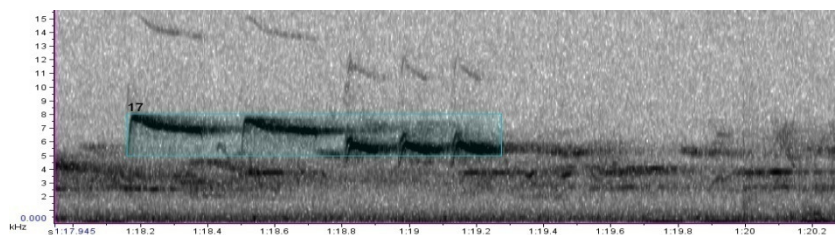
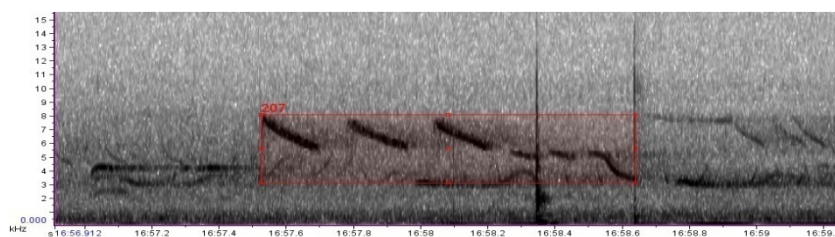
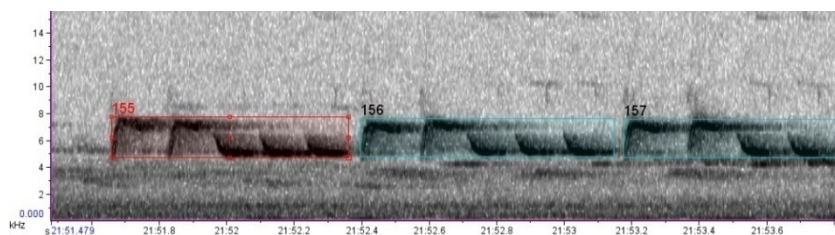


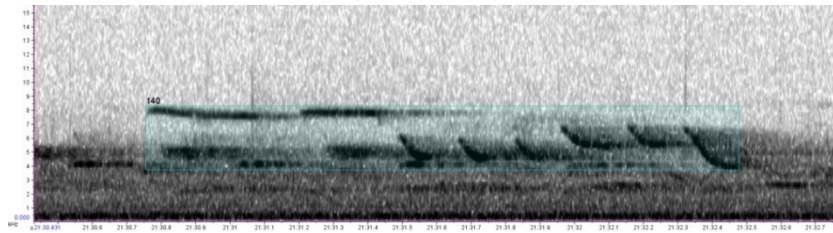
Figur 4K: Sangtype D hos blåmeis



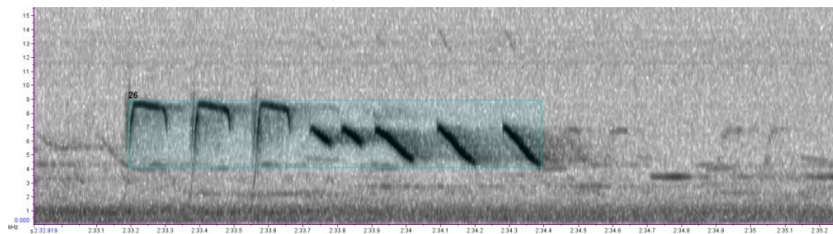
Figur 5K: Sangtype E hos blåmeis**Figur 6K: Sangtype F hos blåmeis****Figur 7K: Sangtype G hos blåmeis**

Sang uten trille: Likner trillesanger men består kun av 1-2 elementer som likner de i trillesangene (ikke alltid tilfelle hos kryssfostrede individer). Antall i elementene holdes ganske konstant i hver sang.

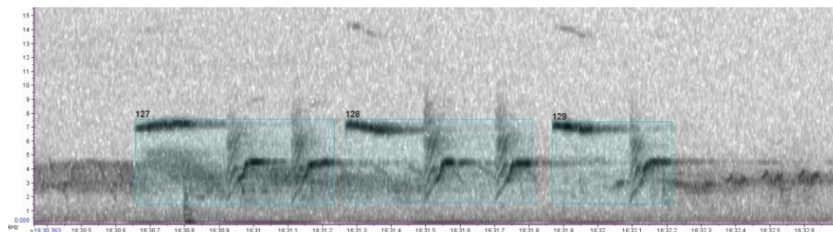
**Figur 8K: Sangtype H hos blåmeis****Figur 9K: Sangtype I hos blåmeis****Figur 10K: Sangtype J hos blåmeis**



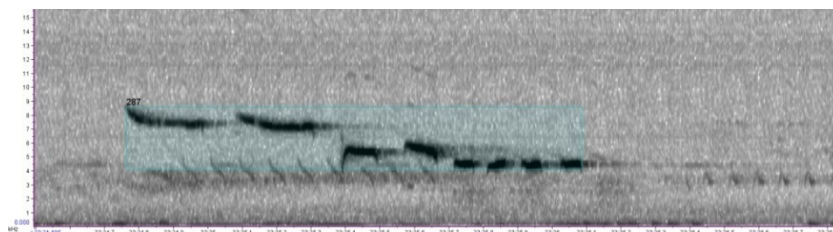
Figur 11K: Sangtype K hos blåmeis



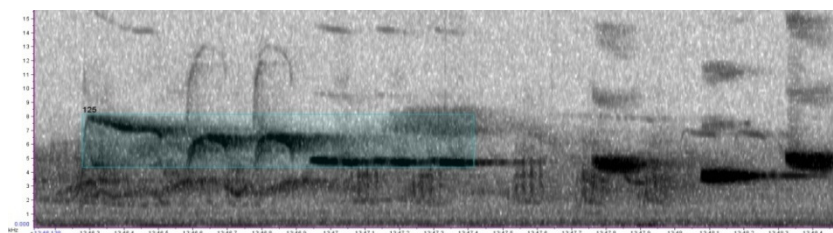
Figur 12K: Sangtype L hos blåmeis



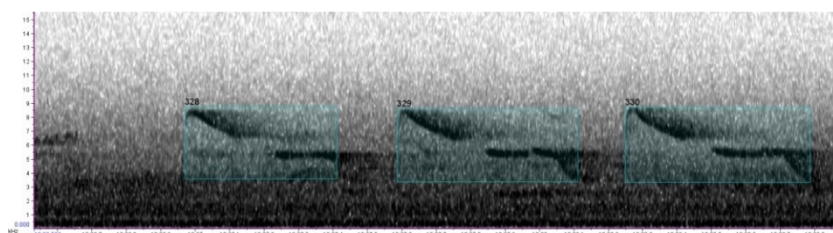
Figur 13K: Sangtype M hos blåmeis

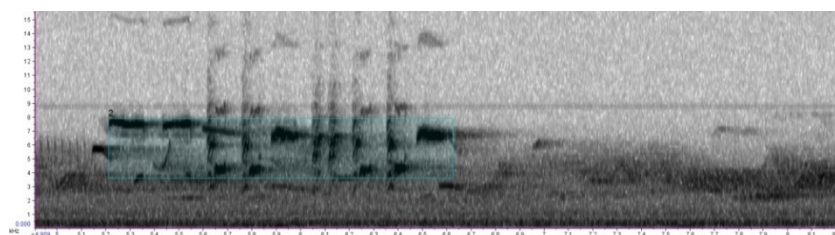
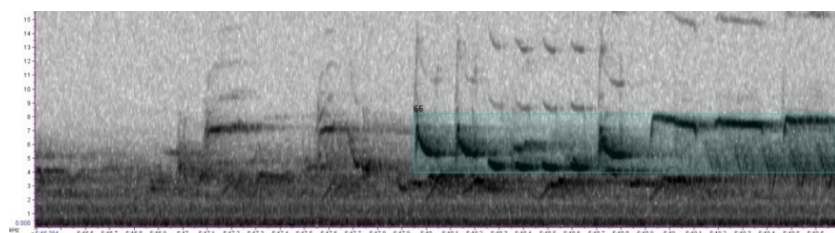
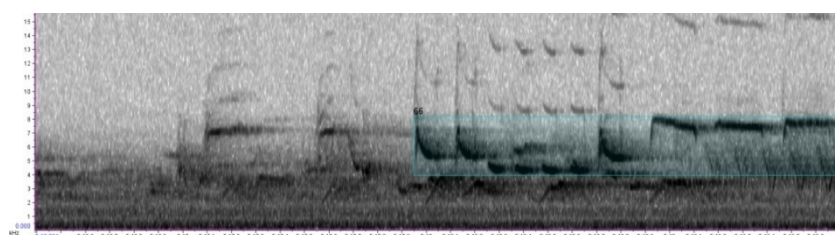
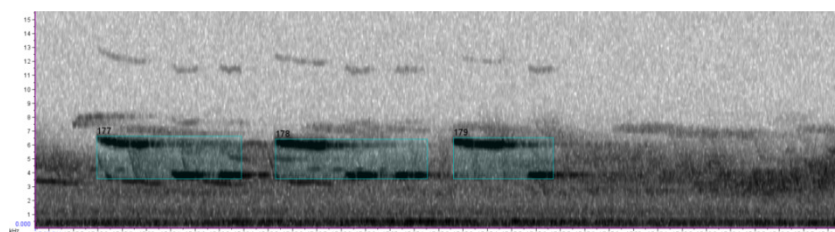
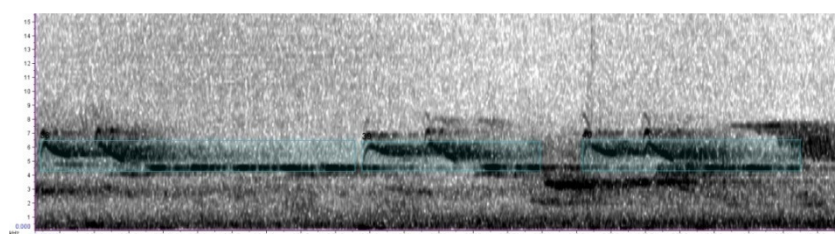


Figur 14K: Sangtype N hos blåmeis



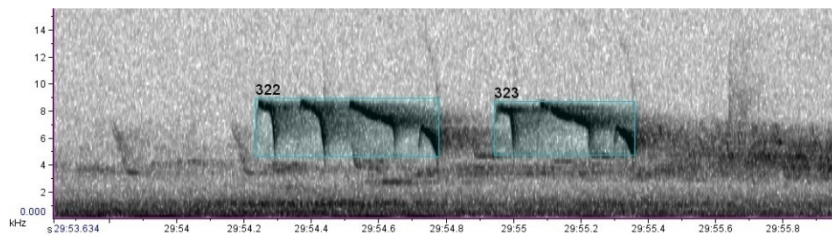
Figur 15K: Sangtype O hos blåmeis



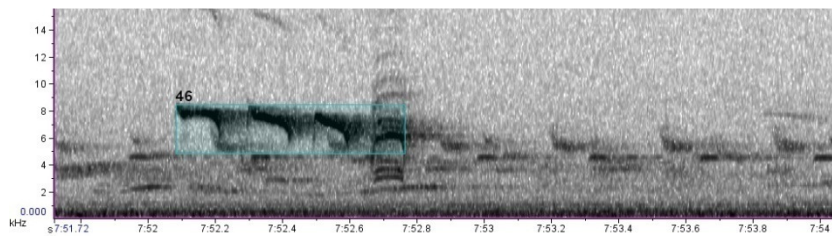
Figur 16K: Sangtype P hos blåmeis**Figur 17K:** Sangtype Q hos blåmeis**Figur 18K:** Sangtype R hos blåmeis**Figur 19K:** Sangtype S hos blåmeis**Figur 20K:** Sangtype T hos blåmeis**Figur 21K:** Sangtype U hos blåmeis

Noen eksempler på aggressiv sang: Aggressive sanger består som oftest av 1-2 ulike elementer som man ikke finner igjen i trillesanger. Disse synges ofte i aggressive sammenhenger og sammen med ren varsel (personlig observasjon). Synges en og en eller to og to sammen.

Sammensatte aggressive sanger består av aggressive enkeltelementer (se bijnens og Dhondt, 1984).



Figur 22K : Eksempel på aggressiv sangtype 1



Figur 23K: Eksempel på aggressiv sangtype 2